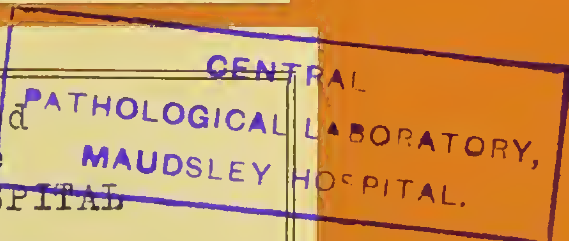






Presented
to the
MAUDSLEY HOSPITAL
by
Sir FREDERICK MOTT, K.B.E.



VORLESUNGEN

ÜBER DEN BAU DER

NERVÖSEN ZENTRALORGANE

DES MENSCHEN UND DER TIERE

FÜR ÄRZTE UND STUDIERENDE

VON

PROF. DR. LUDWIG EDINGER

ARZT. DIREKTOR DES DR. SENCKENBERGISCHEN NEUROLOGISCHEN INSTITUTES
IN FRANKFURT AM MAIN

ZWEITER BAND

VERGLEICHENDE ANATOMIE DES GEHIRNS

SIEBENTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

MIT 283 ABBILDUNGEN





LEIPZIG
VERLAG VON F. C. W. VOGEL
1908

Vorrede
zur 7. Auflage der vergleichenden Anatomie.

Nach mehreren Vorversuchen kürzerer Darstellung in früheren Auflagen wage ich im Folgenden eine ausführlichere Schilderung des Hirnbaues der Nichtsäuger zu geben. Eigene Arbeit seit 22 Jahren und die Mitarbeit tüchtiger Schüler und Freunde ermöglichte allmählich eine Art Überblick zu gewinnen, von dem aus Weiterarbeit nicht mehr allzuschwer sein wird. Durch solche Übersicht werden auch die zahlreichen Lücken unseres heutigen Wissens deutlicher, und damit das Bestreben sie auszufüllen stärker. Noch besitzen wir kein derartiges Buch, wie es im Folgenden zu geben versucht wird, und deshalb darf ich wohl um die nachsichtige Beurteilung bitten, die jedem ersten Versuche zu gönnen wäre.

Vieles, was unten mitzuteilen ist, ist völlig neu, noch mehr aber ist bereits publiziert, besonders in den Arbeiten aus unserem Laboratorium, die recht eigentlich die Unterlage für meine Gesamtdarstellung bilden. Man wird sie im Literaturverzeichnis mit * bezeichnet finden. Speziell habe ich meinen Freunden Dr. Gordon Holmes, Dr. Kurt Goldstein, Dr. Ariens Kappers und vor allem meinem langjährigen Mitarbeiter Dr. Adolf Wallenberg für reiche Beihilfe zu danken. Dr. Wallenberg hat auf meine Bitte auch die Unterlage für die Darstellung von Rückenmark und Oblongata geschrieben. Er hat dabei viele seiner wertvollen und bisher nur zum Teil veröffentlichten Erfahrungen mit sekundären Degenerationen in diesen Gebieten verwertet, und so eine bisher nicht bekannte sichere Begründung geschaffen.

Die Vorlesungen über den Bau und die Entwicklung der peripheren Nerven gehen durchaus auf eine Darstellung zurück, welche mir Prof. Froriep in Tübingen freundlichst zu diesem Zwecke überlassen hat. Es sei ihm auch hier bestens dafür gedankt.

Alle Sorgfalt ist auf eine einfache und klare Darstellung verwandt worden. Ihr zu Liebe ist nicht nur von den üblichen Literaturhinweisen im Texte sondern auch sehr oft von der Aufführung wohlbekannter Details Abstand genommen worden. Dafür findet man aber im Anhang ein Verzeichnis fast der ganzen vergl. anatomischen Literatur

über das Gehirn und in den Abbildungen viel mehr Detail eingezeichnet als im Texte erwähnt wurde. Die Abbildungen sind auch absichtlich aus allen möglichen Tierklassen gegeben, weil sie zeigen sollen auf wie breiter Basis bereits gearbeitet werden kann. Übersichten finden sich nicht nur in der Einleitung und am Schlusse des Gesamtwerkes, sondern auch am Schlusse der meisten Einzelvorlesungen.

Dieses Buch möchte dazu beitragen, daß die überaus stiefmütterliche Behandlung, welche die vergleichende Anatomie des Nervensystems bisher erfahren hat, aufhöre, daß sich endlich Mitarbeiter finden, die bei der Menge des noch Unbekannten hier mehr als auf irgend einem anderen Gebiete notwendig sind.

Frankfurt am Main, März 1908.

Edinger.

Zur Einleitung.

Im Folgenden soll eine Übersicht über den Bau des Gehirnes der sogenannten niederen Vertebraten gegeben werden. Man wird sich bald überzeugen, daß das Centralnervensystem dieser Tiere nur soweit das Vorderhirn in Betracht kommt, wesentlich niedriger denn das der Säuger steht, daß aber alle kaudaler liegenden Teile schon von den alleräitesten Vertebraten ab gelegentlich ebenso hoch ausgebildet sind wie analoge Teile der Säuger, ja, daß sich unter diesen Hirnteilen welche finden, die in Anpassung an besondere Lebensverhältnisse sogar wesentlich komplizierter und damit in gewissen Richtungen leistungsfähiger sind als die gleichen Teile der Säugetiere. In dieser Beziehung also muß der Ausdruck hoch- und niedrigstehende Gehirne durchaus eingeschränkt werden. Er behält aber seine Geltung in einem anderen Sinne, im embryonalen. Es gibt nämlich Centralnervensysteme, welche geweblich und ihrer Form nach durchaus denjenigen gleichen, welche bei den meisten Vertebraten nur vorübergehend, nur in der Entwicklungszeit auftreten. Solche haben alle geschwänzten Amphibien, Tiere, die zumeist ein geradezu larvales, nur während der Begattungszeit etwas angeregteres Leben führen, und bekanntlich auch in anderen morphologischen Verhältnissen vielfach an Larven erinnern.

Solche embryonale Verhältnisse finden sich aber schon bei den ältesten Vertebraten, bei den Cyclostomen oder den Selachiern nicht mehr. Bei diesen sind zwar sehr einfach gebaute aber durchaus der Lebensführung und den Lebensanforderungen entsprechende Apparate vorhanden, die auch geweblich durchaus als fertige bezeichnet werden können, weil die Zellen wie die Bahnen histologisch — außer etwa bei dem stark regressiven Myxine — durchaus mit den gleichen Teilen der höchsten Vertebraten übereinstimmen. Es ist nicht möglich, stammesgeschichtlich den Aufbau des Gehirnes aufwärts zu verfolgen oder gar aus dem Bau des Gehirnes auf die Phylogenese zu schließen. Da, wo bei einem Tiere noch unentwickelte Gewebe liegen, findet man bei allernächsten Verwandten schon ausgebildete Hirnteile, weil, wie das Folgende an vielen Beispielen zeigen wird, die Entwickelung des Zentralnervensystemes in allen Teilen nur abhängt von den Anforderungen, welche die Lebensführung stellt. Eine wirkliche auf-

steigende Linie ohne Relapse kann aber für das Vorderhirn festgestellt werden und hier läßt sich in der Tat zeigen, daß der genannte Hirnteil bei den ältesten Vertebraten nur in Anlagen vorhanden ist, die bei den jüngeren Klassen immer mehr sich komplizieren und vergrößern.

Der Überblick, der hier folgen wird, lehrt noch ein weiteres. Das ganze Centralnervensystem zerfällt in zwei von einander durchaus verschiedene Abteilungen. Eine erste, die ich die **Palaeencephalon** nennen möchte, ist einzig und allein in ihrer Größe von der Körpergröße des Tieres abhängig und in ihrer Entwickelung von den Lebensanforderungen. Sie ist von Petromyzon bis zum Menschen vorhanden und umfaßt alle Teile vom Rückenmarke bis zum Lobus olfactorius. Dagegen ist die zweite Abteilung durchaus unabhängig von der Körpergröße. Sie ist nicht bei allen Vertebraten vorhanden und kann, weil sie relativ spät auftritt, **Neencephalon** heißen. Ein Blick auf die Abbildung des Straußes auf Fig. 38 oder besser noch auf Rückenmark- und Gehirnhöhle eines der ausgestorbenen Riesensaurier, lehrt, was ich meine. Hier ist im wesentlichen nur das Palaeencephalon vorhanden, das Neencephalon bildet erst einen ganz geringen Teil des Centralapparates. Das Gleiche würde sich herausstellen, wenn man etwa das auspräparierte Rückenmark einer Boa constrictor gegen ihr Gehirn abwägen wollte. Erst bei den Säugern ändert sich das Verhältnis zu Gunsten des neuen Abschnittes wesentlich, aber auch bei ihren größten ist der uralte manchmal noch ganz enorm verglichen mit dem neuen.

Wo eine bestimmte Aufgabe von einem Tiere in der Lebensführung zu erfüllen ist, da besitzt es auch für diese einen jedesmal sehr vollkommen ausgebildeten Apparat. So ist das Rückenmark und die Oblongata von Myxine, wohl einem der ältesten und einfachsten Vertebraten bereits recht kompliziert ausgebaut. Die geringe schlängelnde Bewegung des Tieres, das meist an Steine etc. angesaugt lebt, verlangt nur besondere Entwicklung der spinalen motorischen und sensorischen Apparate und einen gewissen Apparat, der den Gesamttonus des Leibes aufrecht hält. Ein solcher ist nun in das Rückenmark eingebaut. Enorme aus dem Mittelhirn und ganz besonders aus der Gegend des Vestibularis kommende Fasern durchziehen die ganze Länge des Myxinemarkes. Solche Fasern haben auch die Fische, aber bei diesen, die nicht auf die Rumpfbewegung allein mehr angewiesen sind, spielen sie nur noch eine geringere Rolle und bei den geschwänzten Amphibien sind nur noch wenige vorhanden. Aber der gleiche vestibulospinale Apparat bleibt, wenn auch recht gering ausgebildet bis zum Menschen bestehen. Dann hat Myxine noch recht kräftig ausgebildete Nervenkerne für einige Hirnnerven und ein nicht unbedeutendes Mittelhirn, das, wie bei allen anderen Vertebraten, eine Faserung aus der Oblongata und dem Rückenmarke gekreuzt aufnimmt. Vom Vorderhirne ist fast nur der Riechapparat da, der dem Tiere offenbar für die

Nahrungssuche sehr wichtig ist. Aber es fehlt fast das ganze Zwischenhirn, es fehlt ein Kleinhirn total, offenbar weil das fast sedentäre Tier dessen nicht bedarf.

Zahlreiche andere Beispiele bietet die vergleichende Hirnanatomie, die zeigen, daß einzelne Apparate bei besonderen Anforderungen zu besonderen Mechanismen ausgebildet werden, die, wenn sie nicht mehr durch die Lebensweise erfordert werden, wieder verschwinden. Von so isolierten Fällen, wie sie die Entwicklung eines motorischen Vaguskernes zum Kerne des elektrischen Nerven bei Rochen bietet, bis zu weit ausgedehnten Kernveränderungen für spezielle Verrichtungen gibt es alle möglichen Übergangsstufen. Bei vielen Teleostiern hypertrophiert der sensible Abschnitt des Facialis, derselbe, der beim Menschen als Chorda tympani in geringen Resten noch besteht, zu einem ungeheuren Kerne, der geschmacksknospenartige Bildungen am Kopfe, ja an der äußeren Haut versorgt. Vom Octavus, den die Säuger nur als Hörnerv und statischen Nerv besitzen, ist bekannt, daß er bei allen wasserlebenden Tieren noch einen mächtigen Nebenkern hat, aus dem die Fasern für die Kopf- und Seitenlinien stammen, die Sinnesorgane für die Reception des Druckes tragen, den strömendes Wasser übt.

In den kleinen vorderen Vierhügeln des Menschen erkennt man kaum den mächtigen Apparat wieder, den alle Fische und Vögel an gleicher Stelle besitzen aber bei den letzteren spielt das enorme Auge eine ganz andere Rolle im sonst weniger differenzierten Hirnmechanismus als bei den Säugern. Auch die hinteren Hügel geben hier ein gutes Beispiel. Nur kleine in das Mittelhirndach eingelagerte Ganglien sind sie bei den Säugern und nur zum Acusticus stehen sie in Beziehung, von dem sie eine secundäre Faserung aufnehmen. Bei den Fischen aber haben sie auch noch secundäre Bahnen aus dem Lateralisgebiete der mächtigen Seitenorgane und auch Bahnen aus den Trigeminuscentren aufzunehmen. Deshalb hat sich dort unter dem Mittelhirndache ein ganz ungeheures Ganglion entwickelt. Die Übergänge dieses Ganglion mesencephali laterale zu echten hinteren Vierhügeln liegen bei den schwanzlosen Amphibien.

Die ganze Faserung zum Mittelhirndache und aus diesem zur Oblongata und dem Rückenmarke ist bei den Säugern erst in den letzten Jahren ordentlich studiert, weil sie da nur gering ist. Hätte man ihr Studium vergleichend anatomisch unternommen, so wäre man bei den Fischen und auch bei den Vögeln auf ungeheure Fasermassen gestoßen, die jene Hirnteile untereinander verbinden. Aufbau und Verbindungen des Mittelhirnes sind nämlich bei vielen „niederen“ Vertebraten viel komplizierter als bei den Säugern.

Manchmal fehlen auch Hirnteile ganz — das war bisher völlig unbekannt. So haben Myxine und auch Proteus keine Spur eines Kleinhirnes und bei Petromyzon, ja bei den meisten Amphibien ist nur ein minimales Blättchen an Stelle des Cerebellums vorhanden. Bei den

Vögeln und den großen Schwimmern wieder, den Haien und Lachsen z. B., ist es so enorm, daß man in dem Riesenorgane das dünne Blättchen gar nicht mehr wiedererkennt, aus dem es entstanden und das vielfach dauernd vorhanden ist.

Die Kleinhirnentwicklung ist so durchaus von den locomotorischen Anforderungen abhängig, daß innerhalb ganz nahe stehenden Familien die größten Differenzen vorkommen. Nicht nur haben die wenig schwimmenden Flunderarten sehr kleine Cerebella sondern innerhalb der Schildkröten zeigen die landlebigen oft nur halb so große Cerebella als die schwimmenden Arten. Das gleiche beobachtet man an landlebigen Eidechsen und den schwimmenden großen Sauriern.

Wo immer man untersucht, jedesmal zeigt sich die Entwicklung der einzelnen Hirnteile von der Lebensweise durchaus abhängig. Damit gewinnen aber auch Beobachtungen an Teilen, über deren Funktion noch gar nichts bekannt ist, besonderes Interesse weil sie sofort die Frage nach der Funktion aufwerfen lassen. Es kann kein Zufall sein, muß vielmehr tiefe physiologische Bedeutung haben, daß ein einziges Ganglion durch die ganze Tierreihe vorhanden ist, das Ganglion habenulae, dessen Form und Verbindungen von Petromyzon bis zum Menschen ganz gleichartig immer wiederkehren, ja dessen relative Größe kaum variiert.

Zu den Nerven, die auch überall ganz gleichartig entspringen, gehört der Opticus, dessen enge Beziehungen zum Mittelhirndache sich erst zu Gunsten des Geniculatum laterale lockern, wenn die Hirnrinde an Bedeutung gewinnt, die mehr mit dem Geniculatum als mit dem Mittelhirndache zusammenhängt.

Dann muß der Olfactorius erwähnt werden. Der Hirnlappen, in dem er endet, gehört zum ältesten Besitze der Vertebraten. Es gibt keine Wirbeltiere, die Wale ausgenommen, ohne Olfactorius und selbst da, wo der Geruchsinn, wie beim Chamaeleon etwa, nur geringe Rolle spielt, kommt es nur zu einer Atrophie.

Der Olfactoriusendbezirk an dem frontalen Ende des Gehirnes, ein Feld für den centralen Trigeminus (Oralsinn) und der beiden immer eng verbundene ebenfalls nie fehlende Bezirk des Striatum sind die einzigen regelmäßig am Vorderhirn nachweisbaren Teile.

Nun muß als ein Hauptgewinn der bisherigen Studien ausgesprochen werden, daß der ganze Mechanismus vom Rückenmarkende bis zum Riechnerven bei allen hohen und niederen Vertebraten im Prinzipe überall ganz gleichartig angeordnet ist, daß also für die einfachsten Funktionen durch die ganze Reihe hindurch gleichartige Unterlagen bestehen. Erst mit dem Auftreten des Großhirnes ändert sich das Verhältnis total. Jetzt, schon von den Selachiern, sicher von den Amphibien ab tritt ein Apparat auf, der sich über jenes Palaeencephalon schaltet. In kontinuierlicher Reihe nimmt er durch die Amphibien bis zu den Säugern

immer mehr zu und in der Reihe der letzteren wächst er zu dem enormen Gebilde an, das beim Menschen Träger aller höheren seelischen Funktionen ist. Aus kleinen Anfängen bei den Amphibien entwickelt sich bei den Reptilien erst eine gut geschichtete Hirnrinde. Fast ihre ganze Masse — man vergleiche das Fig. 282 rot gefärbte Areal — tritt nur zum Geruchsapparat in Beziehung, der hier ein neues, bis dahin nicht vorhandenes Centrum, ein Rindencentrum bekommt. Dieser Abschnitt läßt sich, wie gerade Fig. 282 zeigt direkt in die Ammonswindung selbst der Säuger verfolgen. Man kann ihn Archipallium nennen. Denn neben ihm entwickelt sich bei den Reptilien schon eine andere in der Figur schwarz gezeichnete Rindenplatte, das Neopallium. Sie ist es, deren Vergrößerung bei den Säugern zu dem mächtigen vielgefalteten Organe führt, das wir gewöhnlich Großhirn nennen.

Nimmt man nun die Ausbildung des Neencephalons etwa zum Maße, so kann man in der Tat von höher und niedriger stehenden Gehirnen sprechen. Denn so gleichartig das Palaeencephalon und der beschriebene Grundapparat selbst bei den Säugern bleiben, so mannichfaltig gestaltet sich die Ausbildung der Pallialteile des Neencephalon.

Die vergleichende Hirnanatomie lehrt nun nicht nur Teile kennen, die, sonst trefflich ausgebildet, bei Tieren, die sie weniger brauchen, wieder zurückgehen, wie etwa den statischen Apparat und die Mittelhirnendigung des Sehnerven oder Teile, die aus kleinen Anfängen aufwärts sich zu riesigen Organen entwickeln wie das Vorderhirn, sondern sie zeigt auch wie durch spezielle Differenzierung aus einem einzigen Ganglion deren mehrere entstehen. Solche Beispiele bietet die Phylogenie der Thalamusganglien und ein sehr schönes wird durch die Entwicklung der hinteren Vierhügel gegeben. Diese entstehen erst bei den Amphibien dadurch, daß ein bei allen Fischen noch sehr mächtiges Ganglion, das Ganglion mesencephali laterale auf der Mittelhirnbasis mit seinem lateralen Abschnitte eine Verbindung mit dem Mittelhirndache eingeht. Nun sehen wir diesen lateralen Abschnitt via Reptilien und Vögel zu einem hinteren Vierhügel werden, trotzdem der mediale, kleiner geworden, noch weiter besteht. Erst bei den Säugern ist das Ganglion mesencephali laterale verschwunden, ist nur noch ein Corpus quadrigeminum posterius übrig.

Hirnanatomie allein getrieben wäre eine sterile Wissenschaft. Erst in dem Momente, wo man die Frage nach dem Verhältnis der anatomischen Struktur zur der Funktion aufwirft, gewinnt sie Leben. Alle Struktur ist ja nur durch die Funktion entstanden und erhalten. Wer nun die im Folgenden gegebene Darstellung vom Baue des Rückenmarkes und des Gehirnes gebührend verfolgt, dem wird sich der Gedanke aufdrängen, daß die Physiologie bisher auf den Bau des Nervensystems so wenig Rücksicht genommen hat, daß zahlreiche von ihr festgestellte Daten der Revision bedürfen und daß diesem Forschungszweige jetzt ein ganz neues Arbeitsgebiet sich erschließt, wenn er von dem Notiz nimmt,

was die Anatomie zu lehren vermag. Zahlreiche Einrichtungen sind noch ganz unerforscht in ihren Funktionen und für manche, deren Funktion der Versuch bereits erschließen ließ, läßt sich jetzt erst — es sei an den Tonusapparat erinnert —, die anatomische Unterlage geben. Daß es Tiere ohne Großhirn gibt, Tiere, deren Beobachtung ungemein wichtig wäre, wenn man sie vergleicht mit solchen, die ein Großhirn haben, daß es reine oder fast reine Rückenmarkstiere giebt, daß die Cerebellarentwicklung in ihren mächtigen Größenunterschieden die mannichfachsten Aufforderungen zur funktionellen Prüfung in sich birgt, all das liegt sehr nahe.

Eine weitere Summe von Aufgaben erwächst aber einem bisher kaum angebauten Forschungszweige, der vergleichenden Psychologie. Die Psychologie beschäftigt sich im wesentlichen — bei den Säugern — mit den Funktionsäußerungen des Großhirnmantels. Jetzt bietet die vergleichende Anatomie ihr die Stammesentwicklung dieses Organes dar, jetzt werden Wesen bekannt, die nur Teile des Großhirnes besitzen, ganz bestimmte Teile und jetzt läßt sich zeigen wie diese und andere Teile allmählich zunehmen. Eine Unzahl neuer Fragestellungen, eine Menge Aufforderungen zur Beobachtung des lebenden Tieres auf sein seelisches Verhalten wird durch die anatomische Erkenntnis gegeben.

Wenig ist hier erst geleistet aber viel kann geschaffen werden. Die vergleichende Anatomie des Centralnervensystems hat die Anatomie des früher allein studierten Säugergehirns vielfach geklärt weil sie dort kompliziertes oder unklares an Orten zeigte und klärte, wo es einfacher oder mächtiger ausgebildet war. Diese Aufgabe hat sie jetzt schon im wesentlichen erfüllt. Eine größere steht ihr bevor: Führerin zu werden auf dem Gebiete der Funktionserforschung, anregend zu wirken, wo es gilt die Genese der Nervenfunktionen, ja die Entwicklung des Geistes selbst zu studieren.

INHALTSVERZEICHNIS.

Erste Vorlesung.

Die Elemente der peripheren Nerven.

Meine Herren! Die einleitenden Voriesungen des ersten Bandes haben die Grundzüge der Entwicklung des peripheren und des zentralen Nervensystemes gebracht. Es wäre unnötig, diese hier zu wiederholen, wenn nicht bei den niederen Vertebraten so überaus wechselnde und in vieler Beziehung besonders lehrreiche Verhältnisse vorkämen, die nur entwicklungsgeschichtlich wohl zu verstehen sind. An der Hand der Darstellung und Abbildungen, die einer der besten Kenner und einer der ersten Förderer unserer Kenntnisse von der Entwicklung der peripheren Nerven, August Froriep speziell für die ersten drei Vorlesungen dieses zweiten Bandes geschrieben und mir zur Verfügung gestellt hat, soll deshalb auf einiges Allgemeine nochmals kurz, auf Spezielles aber viel genauer eingegangen werden, als dies früher geschehen ist.

Erst durch die Untersuchungen von Hensen 1864 und die von His 1868 haben wir erfahren, daß von jenem Keimblatt, das bei der Gastrulation außen bleibt, dem Ektoderm, nicht nur wie längst bekannt, die Zentralorgane entstehen, sondern daß sich von ihm das ganze cerebrospinale Nervensystem ableiten läßt, und 1878 hat Balfour gezeigt, daß auch der Sympathicus eben daher seinen Ursprung nimmt.

Das Ektoderm liefert demnach alle Bahnen und Zentren, die nötig sind, damit der Organismus einmal mit der Außenwelt und dann in sich, d. h. in seinen einzelnen Teilen untereinander in Verkehr treten kann. Dem Ektoderm entstammt das gesamte Verkehrssystem.

Rezeptorische Teile nehmen in ihm die Reize auf, effektorische geben sie weiter an andere Nervengebiete oder direkt an periphere Endapparate in den Muskeln. Der im Gehirn und Rückenmark angeordnete Zentralapparat ist die Hauptstelle für die Vermittlung; es giebt aber auch in der Peripherie allenthalben kleinere Zentren, die für bestimmte Funktionen, namentlich solche sympathischer Art das Gleiche leisten.

Bei den Darstellungen des Zentralnervensystemes werden gewöhnlich nur die Apparate geschildert, welche den Verkehr des Organismus mit der Außenwelt vermitteln, die sensiblen und motorischen Nerven des Gesamtkörpers. Aber schon 1886 hat W. H. Gaskell

gezeigt, daß im Verkehrssystem aller Vertebraten neben diesem somatischen ein zweites aus sensiblen und motorischen Abschnitten bestehendes System überall nachzuweisen ist, das nur dem Innenverkehr, den Organen der Erhaltung und Fortpflanzung dient. Dieses splanchnische oder viscerale Nervensystem liegt in seiner Hauptmasse peripher im Sympathicus, es hat aber zahlreiche Verbindungen mit dem Zentralapparate des somatischen Systemes.

Mit Hülfe der Degenerationsmethode und durch das toxikologische Experiment ist nun präzis das Folgende nachgewiesen:

Die Elemente des somatischen Systemes der peripheren Nerven bestehen alle nur aus einem einzigen Neuron, einer einzigen Zelle, aus der eine Faser zur Haut oder zum Muskel verläuft. Erst in den Zentralorganen schalten sich über diese einfachen Apparate mehrfache Neuronen, vermittelnd und weiterleitend. Die Ursprungszellen der sensiblen Nerven liegen im Spinalganglion, die der motorischen sind multipolare Zellen im ventralen Abschnitte des Zentralapparates.

Das viscerale System ist, wie namentlich die Untersuchungen von Langley (1903) gelehrt haben, in seinem rezeptorischen Teile ebenso gebaut. Zellen innerhalb der Spinalganglien nehmen die viscerosensiblen Fasern aus den Eingeweiden auf und innerhalb der Dorsalwurzeln verlaufen ihre zentralen Fortsätze zum Rückenmarke. Aber das Prinzip des motorischen Abschnittes ist im visceralen Systeme ein anderes. Die aus dem Zentralorgan kommenden Fasern verlaufen nie direkt zum Endapparat, sondern sie enden zunächst in einem Ganglion, Ganglien des Sympathicusgrenzstranges (vertebrale Ganglien), und von da entspringen erst neue Bahnen, die dann entweder direkt zur glatten Muskulatur ziehen oder vor Erreichen derselben wieder durch Ganglien, Ggl. coeliacum, mesentericum etc. (prävertebrale Ganglien) unterbrochen sein können. Im motorischen Abschnitte des visceralen Systemes sind also mehrere Neurone übereinander geschichtet. Fig. 1.

Auf Grund dieser Erfahrungen dürfen wir uns nunmehr vom Aufbau des peripheren Nervensystemes das folgende Bild entwerfen:

A. Somatisches System, Körpernerven, die im wesentlichen den Verkehr des Organismus mit der Außenwelt vermitteln.

1. Somatisch-rezeptorische Nerven.

Die Ursprungszellen liegen in den Spinal- und in den homologen Kopfganglien. Sie senden einen „peripheren Nerven" in die Epidermis und die epidermogenen Sinnesapparate und eine „Wurzel" in das Zentralorgan, die dort meist erst nach längerem oder kürzerem Verlaufe hirn- oder kaudalwärts endet.

2. Somatisch-effektorische Nerven.

Die Ursprungszellen liegen in ventralen Abschnitten der grauen Substanz des Rückenmarkes und in den diesen entsprechenden primären Kernen des Kopfmarkes. Sie senden ihre Axenzylinder als „motorische

Nerven“ hinaus in die quergestreiften Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, die aus den Somiten stammen.

Das somatische System macht die Hauptmasse der gesamten Körpernerven aus. Es ist aber an vielen Stellen mit den Elementen

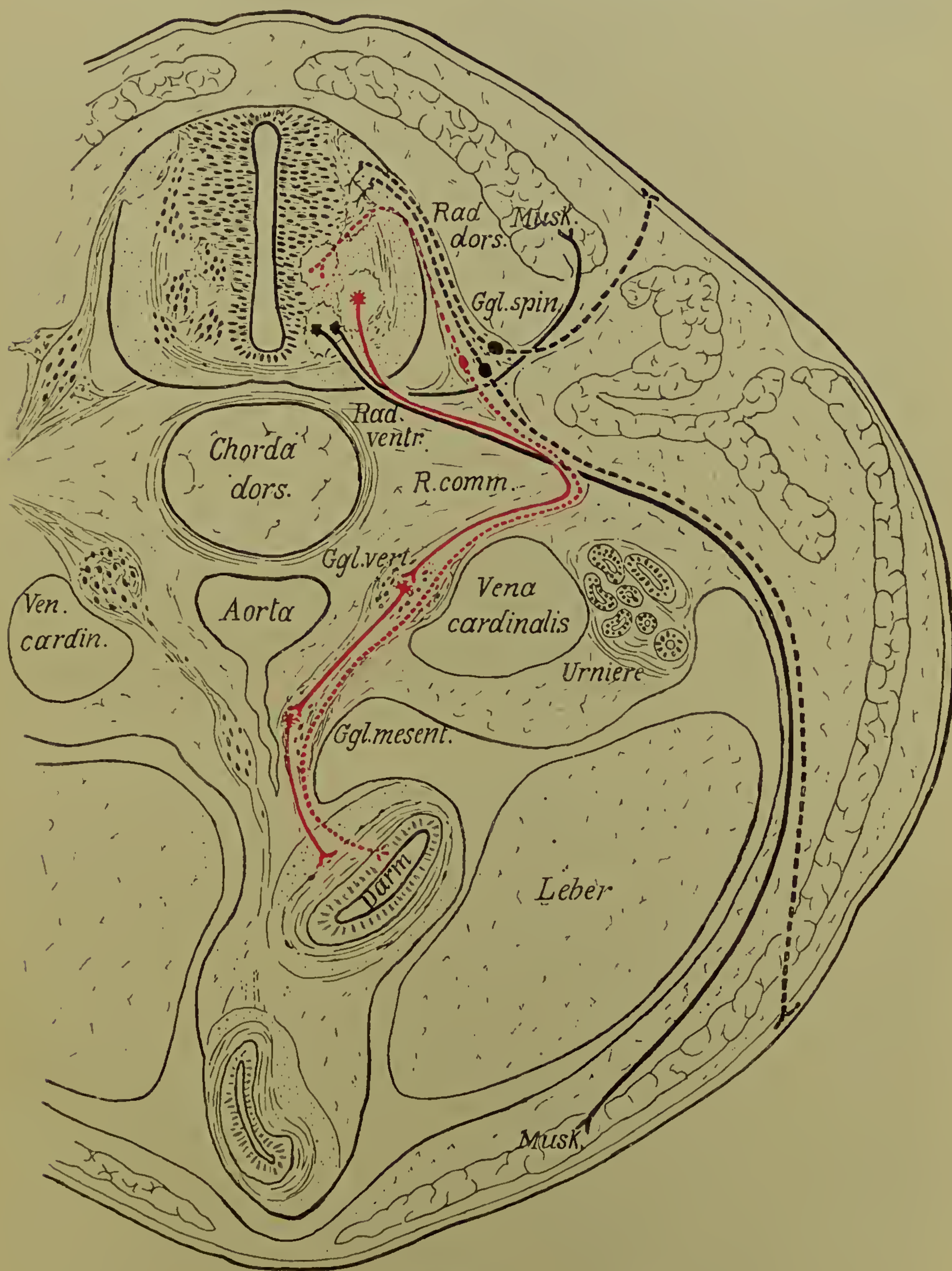


Fig. 1.

Schnitt durch einen Selachierembryo, in den das somatische Nervensystem schwarz, das viscerale rot schematisch eingetragen ist. Man beachte den Rückenmarksquerschnitt mit den Zentralstätten für die vier Komponenten eines Spinalnerven. Figur von A. Froriep.

des splanchnischen Systemes gemischt und einzelne Nerven, der Vagus z. B., bestehen vorwiegend aus splanchnischen Elementen.

B. Splanchnisches System, Nerven des inneren Verkehres, welche die Eingeweide innervieren und die Reflexbogen für die Arterien, die Gewebe der Drüsen etc. bilden.

1. Visceral-rezeptorische Nerven leiten die in den Organen des mittleren und inneren Keimblattes entstehenden Erregungen zu Zellen innerhalb der Spinalganglien. Von da gelangen viscerale Anteile der Dorsalwurzeln in basale Gebiete des Dorsalhornes, die sich im Bereiche des Rumpfsympathicus möglicherweise mit den Clarke'schen Säulen decken.

2. Visceral-effektorische Nervenelemente, efferente Neurone oder Neuronenreihen, durch welche motorische Erregungen den Organen der Erhaltung und Fortpflanzung zugeführt werden. Sie zeigen eine bemerkenswerte Mannigfaltigkeit und sind noch nicht überall genügend klar gestellt. Eine erste Gruppe dieser visceral-motorischen Fasern bilden die Branchialnerven, Bahnen zu den quergestreiften Muskeln der Kiemenbogen, der Kiefer etc., d. h. zu allen Derivaten der primordialen Respirationsmuskulatur. Diese branchiogenen, von den Visceralbogen der Kopf-Seitenplatte stammenden Muskeln gleichen durchaus den somitogenen, welche von somatisch-motorischen Nerven versorgt werden, und einzelne von ihnen (Trapezius, Sternocleidomastoideus) treten bei den höheren Vertebraten scheinbar gleichwertig in die Reihe der Körpermuskeln über. Die Nervenfasern entspringen aus den Seitenhörnern des Rückenmarkes und homologen Teilen des Kopfmarkes.

Eine zweite Gruppe bilden efferente Neurone zu der dem Willen nicht unterworfenen, vorwiegend glatten Muskulatur der Atmungs-, Verdauungs-, Ausscheidungs- und Fortpflanzungsorgane, zur Herz- und Gefäßmuskulatur. Diese peripher als Vagus- und besonders als Sympathicusfasern verlaufenden Züge stammen wahrscheinlich aus dem Seitenhorn des Rückenmarkes und analogen Teilen des Kopfmarkes und verlaufen als präganglionäre Fasern (s. Fig. 1) nicht zu ihren Endpunkten,sondern zunächst zu den Gangliengruppen des Sympathicus am Halse, im Grenzstrange und in den Eingeweiden. Aus den Ganglienzellen des Grenzstranges stammen (Langley) die postganglionären Fasern, einmal mit den somatischen Nerven dahinziehend, direkt zur Gefäßmuskulatur und der Haut, und dann längere, aus dem Grenzstrang austretende Bahnen (Nn. splanchnici etc.), die zu sekundären autonomen Ganglien treten. Die Bahnen zu den Eingeweiden verlaufen in den meisten Fällen auch zunächst durch den Grenzstrang, verlassen ihn aber bald (Nn. splanchnici etc.) und senken sich dann in die prävertebral gelegenen Plexusganglien — plexus coeliacus etc. — ein. Von da entspringen dann eventuell wieder tertiäre Fasern.

Eine eigenartige Stellung scheinen die Bahnen für die Dilatatoren der Hautgefäße einzunehmen. Obwohl efferenter Art, ihrer Funktion nach, sind sie doch den eben genannten Bahnen nicht analog, scheinen vielmehr aus Zellen der Spinalganglien (Bayliss, Kohnstamm) zu entspringen, die effektorisch arbeiten können.

Nochmals rückblickend auf diese Verhältnisse der peripheren Nerven erkennen wir, wie die Anordnung im Bereiche der somatischen, dem Bewußtsein und dem Willen zugänglichen Körperteile sehr einfach ist, die afferente wie die efferente Funktion wird durch ein einziges Neuron, das sensible oder das motorische Außenneuron versehen. Im Bereiche des vegetativen Lebens dagegen ist die Gliederung eine zusammengesetztere.

Wir teilen die peripheren Nerven ein in Spinalnerven und in Cranialnerven.

1. Die Spinalnerven.

Die Spinalnerven sind alle streng metamer. Das ist ihr Charakteristikon. Jedes Körpersegment besitzt sein Spinalnervenpaar und überall, wo die Entwicklungsgeschichte die bekannte Segmentierung durch Urwirbel nachweist, darf man auch Spinalnerven erwarten. In für jede Art wechselnder, ja bisweilen bei den Individuen gleicher Art verschiedener Zahl versorgen diese Nerven je ihr Somitengebiet.

Die Cranialnerven versorgen den Kopfabschnitt, an dem keine scharfe Somitengliederung nachweisbar ist.

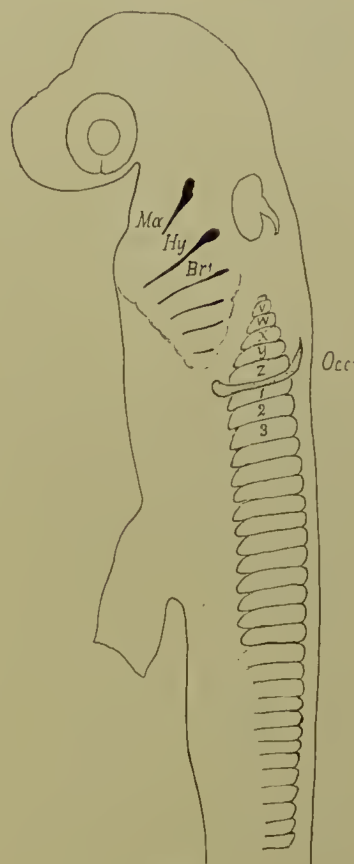


Fig. 2.
Urwirbelgliederung eines Haiembryo. Die in den Schädel, dessen Grenze durch Eintragung des später entstehenden Occipitalknorpels (*Occ.*) angegeben ist, geratenden Urwirbel mit Buchstaben, die Rumpfurwirbel mit Zahlen bezeichnet. Figur von A. Froriep.

Die Spinalnerven der vordersten Somite gehen, da diese Somite selbst zur Schädelbildung beitragen, im Innern des Schädels ab. Sie werden als occipitale Spinalnerven oder als spino-occipitale Nerven bezeichnet. Bei den Fischen gibt es nur occipitale, truncale und caudale Spinalnerven, bei den höheren Klassen scheidet sich die truncale Gruppe wieder in cervicale, thoracale, lumbale und sacrale Serien.

Besonderes Interesse bietet die occipitale Serie. Sie atrophiert nämlich im Laufe der Entwicklung zum größten Teile und was dann übrig bleibt, ist der Hypoglossus, ein Wurzelkomplex echt spinaler Natur, den man aber von jeher zu den Cranialnerven gerechnet hat.

Schon 1882 jedoch hat Froriep gezeigt, daß die Occipitalregion des Schädels im Embryo als vorderster Wirbelsäulenabschnitt (Fig. 2) und der

Hypoglossus als Spinalnervengruppe (Fig. 7) sich anlegt. Rostralwärts vom ersten Cervical-Urwirbel (1 in Fig. 2) liegen an Größe immer abnehmend die occipitalen Urwirbel. Die vordersten sind schon bei der ersten Anlage rudimentär. Für alle diese Urwirbel legen sich typische, ursprünglich aus ventralen und dorsalen Wurzeln zusammengesetzte Nervenpaare an, die sich indessen ebenfalls rostralwärts mehr und mehr reduzieren. Ganz besonders hinfällig sind die Dorsalwurzeln mit ihren Ganglien. Bei dem Fig. 7 abgebildeten Torpedoembryo, der 5 occipitale Urwirbel besaß, sind nur noch 4 Spinalnerven vorhanden und

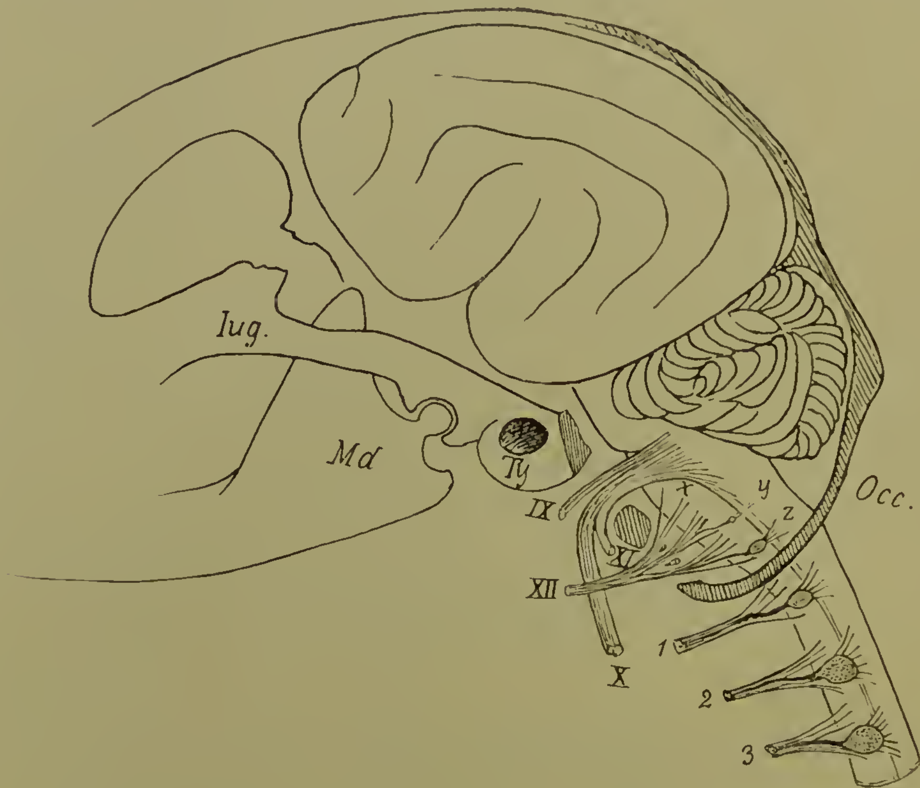


Fig. 3.

Säugetierkopf, wenig schematisiert. Zur Demonstration der Spinalnervennatur des Nervus hypoglossus. *x, y, z* = drei occipitale Spinalnerven, deren caudale zwei noch dorsale Wurzeln mit Ganglien besitzen. Figur von A. Froriep.

auch diese nicht mehr vollständig, denn nur der caudalste hat noch seine dorsale und ventrale Wurzel. Im Laufe der weiteren Entwicklung schwindet auch in ihm noch die Dorsalwurzel und es greift die gleiche Reduktion sogar auf die zwei ersten Cervicalnerven über. Bei anderen Formen halten die Dorsalwurzeln besser Stand. Bei einzelnen Säugern z. B. finden sie sich mit ihren Ganglien noch im erwachsenen Tiere vor, in der Regel jederseits eine; bei Schwein und Hund sind ausnahmsweise auch zwei Ganglienpaare gefunden worden (W. Beck, 1895), welche sich deutlich als die zu den beiden caudalsten Wurzelgruppen des Hypoglossusstammes gehörenden dorsalen Wurzeln kennzeichneten (Fig. 3).

Der Nervus Hypoglossus ist also weder ein selbständiger Hirnnerv, noch eine ventrale Vaguswurzel, wie man früher annahm, sondern eine Gruppe echter gemischter Spinalnerven, deren sensible Anteile hochgradig atrophiert sind. Wohin die peripheren feinen sensiblen Ästchen gelangen, das ist noch unbekannt. Sie sind ja auch in der Regel nicht mehr vorhanden. Der Nerv gerät beim erwachsenen Tiere immer in den Schädel und seine Ursprungszellen bilden dann einen Bestandteil der Oblongata.

Bei einzelnen Formen — Chimära, Ganoiden —, werden durch sekundären Zuwachs weiterer Wirbel zu dem Hinterhauptsknorpel noch weitere Spinalnerven intrakranial gelagert. Fürbringer hat 1897 diese Erscheinung einer umfassenden Bearbeitung unterzogen. Die primitive Reihe der occipitalen Spinalnerven, die sich zum Hypoglossus einen, bezeichnet er, wie es auch in den Figg. 2, 3, 7 geschehen, mit den Endbuchstaben des Alphabetes und unterscheidet sie von den sekundär hinzukommenden, s. g. occipito-spinalen Nervenpaaren dadurch, daß diesen die ersten Buchstaben des Alphabetes a, b, c, etc. beigelegt werden, welche dann an die Stelle der Zahlen 1, 2, 3 etc. der assimilierten Cervicalnerven treten. So bedeutet z. B. die Formel v w x y z 1 2 3 4 5, daß bei der betreffenden Form — Hexanchus — 5 occipitale Segmente vorhanden, aber keine Rumpfwirbel sekundär zum Schädel zugezogen worden sind, daß vielmehr auf die Reihe von 5 primären occipitalen Spinalnerven direkt die Cervicalnerven folgen; sekundäre occipito-spinale Nerven fehlen also hier. Dagegen bedeutet z a b c 4 5, daß bei der betreffenden Form — es ist Amia — drei Rumpfwirbel sekundär assimiliert und dadurch drei Cervicospinalnerven zu sekundären occipito-spinalen Nerven geworden sind, daß dagegen von den primären occipitalen Spinalnerven nur noch einer, nämlich z, d. i. der caudalste persistiert.

Sind nun die dorsalen Wurzeln der occipitalen Spinalnerven im erwachsenen Zustand völlig atrophiert, was bei den meisten Vertebraten der Fall ist, so resultiert daraus ein Hypoglossus, dem alle afferenten Elemente vollständig fehlen, während die efferenten der beiden Systeme vorhanden sein könnten. Es ist jedoch nicht wahrscheinlich, daß ihm visceral-motorische Bestandteile in nennenswertem Umfang zukämen, vielmehr scheint er im wesentlichen nur aus somatisch-motorischen Fasern zu bestehen.

Die Muskulatur, die von diesen innerviert wird, geht ausschließlich aus den Myotomen der Occipitalsomite hervor. Wie im Rumpf, so treiben nämlich auch in der Occipitalregion die Urwirbel ventrale Myotomfortsätze zur Bildung der ventralen Stamm-Muskeln. Da nun hier die Kiemenbogen mit der ihnen eigentümlichen branchialen Muskulatur in das Stammesgebiet von vorn nach hinten hineinrücken, so werden die occipitalen Myotomfortsätze aus ihrer geraden, dorsoventralen in eine kaudalwärts konvexe, bogenförmige Verlaufsrichtung gedrängt und müssen nun die Kiemenregion in langem Umweg umgreifen (vergl. Fig. 4). Der absteigende Schenkel dieses Bogens liefert die den Kiemenbögen dorsal aufgelagerte epibranchiale, der aufsteigende die unter dem Kiemenkorb nach dem Unterkiefer emporziehende hypobranchiale spinale Muskulatur. Diese letztere

Muskelgruppe ist es, aus welcher sich bei höheren Wirbeltieren im wesentlichen die Zungenmuskulatur herausbildet.

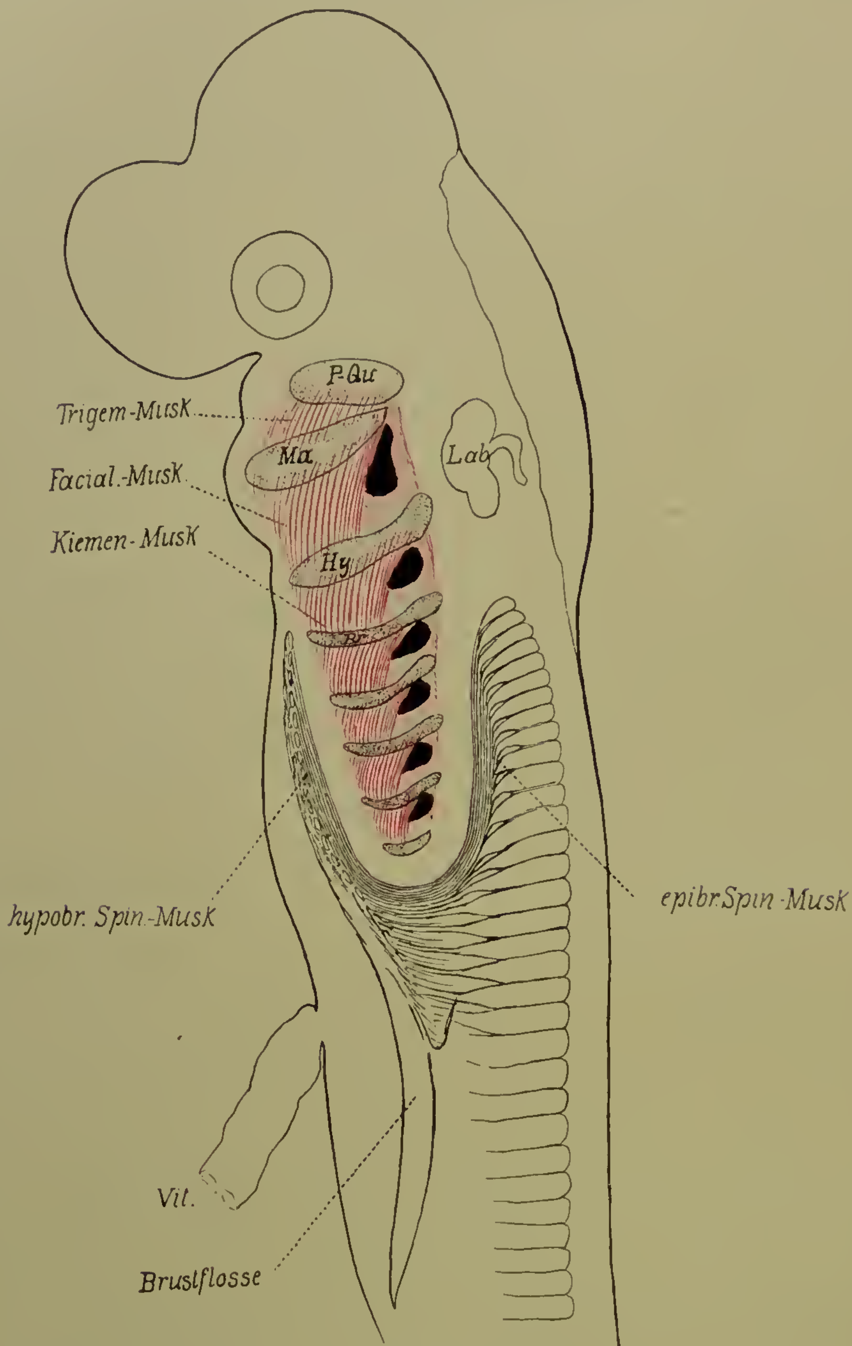


Fig. 4.

Selachierembryo, schematisiert. Gegensatz der (rot) branchialen und (schwarz) spinalen Muskeln im Grenzgebiet von Kopf und Rumpf. Figur von A. Froriep.

Alle diese Muskeln werden von einigen Autoren zusammengefaßt als „Hypoglossusmuskulatur“, es sind ventrale Produkte der Occipitalsomite und als solche von Haus aus Bestandteile des Rumpfes. Ihnen stehen die Kiemenbogenmuskeln gegenüber als primitive Bestandteile des Kopfes, sie werden von manchen Autoren kurz als „Vagusmusku-

latur" gekennzeichnet, gehören aber nicht nur dem Vagus, sondern dem V., VII., IX., X., XI. Hirnnerven an.

Während die Hypoglossusmuskeln Derivate der Urwirbel sind, wie alle Körpermuskeln, gehen die Vagusmuskeln aus den in den Kiemenbogen eingeschlossenen Streifen der Seitenplatte hervor. Darin beruht die tiefgreifende morphologische Differenz dieser beiden Muskelgruppen, die auch für ihre Nerven entscheidend wird: die motorischen Nerven der ersteren Gruppe gehören zum somatischen, die der letzteren zum visceralen System.

Wir werden auf diesen Gegensatz bei der Besprechung der eigentlichen Kopfnerven zurückkommen, zu denen wir uns nun wenden.

2. Die Cranialnerven.

Die Kopfnerven sind, auch nach Ausschluß des N. hypoglossus, unter sich keineswegs gleichwertig, wie es die Spinalnerven in so hohem Grade sind, sie sondern sich vielmehr mindestens in drei recht verschiedene Gruppen.

Der vorderste Abschnitt des Gehirns, der das Vorder- und Mittelhirn umfaßt und von Gegenbaur als Urhirn oder Archencephalon abgegrenzt wurde, ist durch den Besitz hochentwickelter im Olfactorius und Opticus an das Zentralorgan unmittelbar angeschlossener Sinnesorgane ausgezeichnet.

Diese beiden Bildungen zeigen so tiefgreifende Besonderheiten, daß es zweckmäßiger wäre, sie gar nicht mehr als I. und II. Hirnnerven, sondern als integrierende Teile des Vorderhirns aufzuführen. An Hirnnerven im eigentlichen Sinne des Wortes würden also nur neun übrig bleiben: die drei Augenmuskelnerven, Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, und die sechs Visceralbogen- oder Branchialnerven, Trigeminus, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius.

Es sind Anzeichen vorhanden, daß bei den Vorfahren der jetzt lebenden Vertebraten noch andere Hirnnerven existiert haben. Zwei sensibele Paare dieser Art sind in Spuren erkennbar: 1. der von J. B. Platt (1891) bei Acanthiasembryonen aufgefundene N. thalamicus, ein Ganglienzellenstrang, der sich am hinteren Rand des Zwischenhirns aus der Ganglienplatte abgliedert, vorübergehend zu Trigeminus und Oculomotorius in Beziehung steht, aber schon in mittleren Embryonalstadien spurlos verschwindet; und 2. der N. terminalis (Locy), der auch bei ausgewachsenen Tieren noch nachweisbar bleibt. Dieser wurde zuerst von Pinkus (1894) bei Protopterus, später von Allis (1897) bei Amia, von Sewertzoff (1902) bei Ceratodus gesehen und am eingehendsten von Locy (1899. 1905), von dem auch die Benennung herrührt, bei einer großen Anzahl von Selachierarten nachgewiesen und studiert. Bei anderen Formen scheint er nicht vorhanden zu sein. Er entspringt — Fig. 5 — am vordersten Ende des Zentralorgans neben und in der Lamina terminalis, verläuft neben dem Tractus olfactorius zum Nasensack und verzweigt sich in dessen Epithel, ist aber, da er mit den Glomerulis olfactoriis nicht in Beziehung tritt, kein Riechnervenanteil.

Diese rudimentären Nerven deuten darauf hin, daß auch das Vorderhirn ursprünglich eigene sensibele Nerven besessen hat, die jedoch bei der großen Mehrzahl der Vertebraten durch Trigeminusäste verdrängt und völlig ersetzt worden sind. Sie beanspruchen natürlich ein großes phylogenetisches Interesse, können aber neben den oben genannten beiden Gruppen vollentwickelter Hirnnerven für unsere Darstellung hier nicht weiter in Betracht kommen.

Auch innerhalb jener Gruppen besteht übrigens eine erhebliche Mannigfaltigkeit der Einzelglieder. Vor allem fehlt die einfache, ungestörte Metamerie, welche für die Spinalnerven so charakteristisch ist. Zwar gibt es da und dort Anzeichen einer typischen Gliederung in

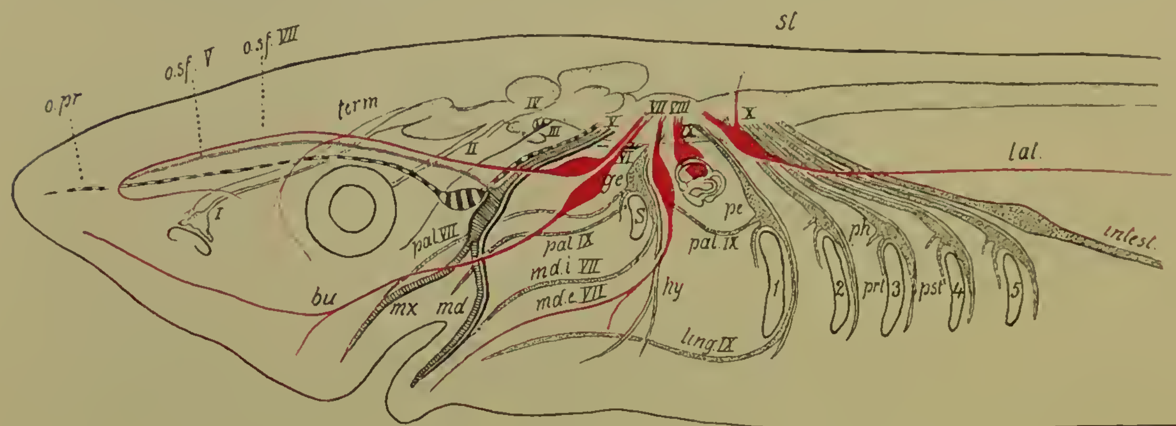


Fig. 5.

Die Kopfnerven eines Selachiers, mit Benutzung einer Abb. v. J. C. Ewart, von A. Froriep.

Rot: Acustico-Lateralis, d. h. alle statisch-sensorischen Bestandteile des somat.-sensiblen Systems. *o. sf. VII* R. ophthalmicus superfic., P. facialis. *bu* R. buccalis. *md. e. VII* R. mandibul. externus. *VIII* N. octavus (acusticus) mit Labyrinth. *lat.* R. lateral. Vagi. *st* R. supratemporalis Vagi.

Schraffiert: allgemein-sensible Elemente des somat. Systems. *o. sf. V* R. ophthalm. superf., P. trigemini. *mx* R. maxill., *md* R. mandibul. trigemini. *o. pr.* R. ophthalm. profundus.

Punktiert: visceral-sensible Elemente, dabei alle Geschmacksfasern. *ge* Ggl. geniculi. *pal. VII* R. palat. VII = N. petros. superf. major. *md. i. VII* R. mandibul. intern. VII = Chorda tympani. *pe* Ggl. petrosum. *pal. IX* R. pharyngeus IX = N. tympanicus mit N. petrosus superfic. minor. *ling.* R. lingualis IX. *ph, prt, pst* Ri. pharyng., praetremat. u. posttrematicus an der 3. Kiemenspalte, für alle Spalten gleich. *term* N. terminalis.

Schwarze Linie: somat.-motorische Elemente. *III, IV, VI* die drei Augenmuskelnerven.

Weiß: visceral-motorische Elemente. *md* R. mandibul. V. *hy* R. hyoid. VII. *pst* Ri. posttrem. IX u. X.

gleichwertige Folgestücke, wenigstens in der zweiten und deutlicher in der dritten Gruppe, dieselben stimmen aber untereinander nicht so recht. Es kann der Anschein entstehen, als ob einzelne Glieder, wie Oculomotorius und Abducens, in sich nicht einfach, sondern wiederum aus einer Reihe von metameren Elementen zusammengeflossen wären. Und andererseits erwecken die, entsprechend den Visceralbogen am deutlichsten segmentalen Branchialnerven, wenigstens im Gebiet des Trigeminus und des Acusticofacialis den Verdacht auf sekundäre Verschmelzungen infolge von Reduktion oder Ausfall zwischenliegender Glieder.

Ganz besondere Schwierigkeiten aber erwachsen der Erkennung metamerer Nervenbezirke durch das höchst merkwürdige Verhalten des

Acusticofacialis, der, scheinbar der spezifische Sinnesnerv der Seitenorgane der wasserlebenden Anamnien, bei diesen niederen Formen mit einem ganzen System spezifischer Lateralis-Ganglien ausgestattet ist. An keinerlei metamere Grenze gebunden überzieht er nicht nur ihm fremde Glieder des Kopfgebietes, wie Stirngegend, Ober- und Unterkiefer, sondern durch Vermittlung des N. lateralis vagi auch Rumpf und Flossen, kurz die ganze Körperoberfläche mit seinen sensorischen Fasern (vgl. Fig. 5, wo die Lateralisanteile rot gezeichnet sind).

Die durch diese Fasern versorgten Sinnesorgane sind die Nervenhügel oder „Neuromasts" (Ramsay Wright, 1885), die sich bei Cyclostomen, Fischen und wasserlebenden Amphibien in regelmäßigen Reihen angeordnet in den sogen. Schleimkanälen des Kopfes und den Seitenlinien des Rumpf- und Schwanzgebietes finden. Auch die Lorenzinischen Ampullen und die Savischen Bläschen der Selachier gehören hierher, sowie vor allem die Nervenendapparate im Labyrinth, die einzigen Vertreter der ganzen Kategorie, die bei den höheren Wirbeltieren persistieren und eine weitere Entfaltung gewinnen.

Alle diese Organe dienen der Rezeption statisch-mechanischer Beziehungen zur Umwelt, sei es daß Schwingungen, Verdichtungswellen des umgebenden Mediums aufzufassen oder Druckwirkungen zu registrieren sind, die der eigene Körper bei der Fortbewegung erzeugt; in allen Fällen handelt es sich um Wahrnehmungen, die der Regulierung der Lokomotion dienen. Ihre Nerven stehen daher zweifellos den somatisch-sensibelen Elementen sehr nahe, es ist aber die Frage, ob sie denselben einfach zugezählt werden dürfen, oder nicht vielmehr einen ganz selbständigen und eigenartigen Bestandteil darstellen. In der Tat sind sie im Zentralnervensystem auf eine eng begrenzte Wurzelregion beschränkt, deren Mitte der VIII. Hirnnerv einnimmt. Vor diesem, ihm innig vereinigt, liegen die zum Ophthalmicus superficialis VII., Buccalis und Mandibularis externus gehörenden drei Ganglien, hinter ihm das Ganglion des R. lateralis vagi, das zwar ontogenetisch sich scheinbar aus der Ganglienplatte des Glossopharyngeo-Vagus abgliedert, seine zentralen Beziehungen aber weiter rostralwärts in der Regio acustica sucht.

Wir sollten daher nunmehr einen Gedanken verwirklichen, den C. J. Herrick (1899) zuerst angedeutet hat, wir sollten alle Lateraliselemente mit dem Acusticus zusammenordnen und vom Facialis sondern, so wie es in Fig. 5 zur Anschauung gebracht ist.

Wir erhielten dann im VIII. Hirnnerv, N. octavus, einen Acusticolateralis oder Acusticostaticus, der alle Rezeptionen statisch-mechanischer Beziehungen vermittelt. Was dagegen vom VII. Hirnnerv übrig bliebe, wäre ein typischer Visceralbogennerv, wie der Glossopharyngeus, und würde sich durch die ganze Wirbeltierreihe in allen seinen Teilen homolog bleiben.

Übrigens zeigen diese typischen Visceralbogennerven bei den wasserlebenden Anamnien ebenfalls eine eigenartige hochgradige Entfaltung, die auch durch die starke Vermehrung und Ausbreitung einer besonderen Kategorie von Sinnesorganen, nämlich der von den visceral-sensiblen Elementen versorgten Geschmacksknospen herbeigeführt ist. Während das Vorkommen dieser kleinen chemoreceptorischen Nervenendapparate bei den luftlebenden Wirbeltieren bekanntlich auf die Mundhöhle beschränkt ist, sind dieselben bei Wasser-Anamnien außer in Mund- und Kiemenhöhle auch über die äußere Oberfläche des Kopfes, ja bei manchen Knochenfischen sogar über Teile der Brustflossen und des Rumpfes verbreitet, trotzdem aber erhalten sie ihre Nervenfasern überall nur aus Facialis, Glossopharyngeus und Vagus.

Es ist begreiflich, daß eine so hochgradige Entwicklung dieser beiden Kategorien afferenter Elemente im Zentralorgan der Ichthyopsiden ihren Ausdruck findet durch Hypertrophie der am Boden des vierten Ventrikels gelegenen Endkerne jener beiden Systeme. So entsteht als primäres Aufnahmezentrum der aus den Lateralis-Ganglien des Acustico-facialis und des R. lateralis vagi zuströmenden Seitenorgannerven, der Lobus acustico-lateralis, und die übermäßige Vermehrung der Geschmacksknospen spiegelt sich wieder in der Größe des Lobus visceralis vagi et facialis.

Im Zentralorgan ist daher die Unterscheidung dieser Bestandteile fast leichter als im peripheren Gebiet, weil besonders die mit dem Facialis verlaufenden Lateraliszweige in hohem Grade die Neigung haben, sich den Hautästen anderer Nerven anzuschließen, um mit diesen dann dem Facialis völlig fremde, zum Teil weit entfernte Ausbreitungsgebiete zu gewinnen. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist der Ram. ophthalmicus superficialis des Facialis, der mit dem gleichnamigen Ast des Trigeminus völlig verschmilzt und ihn, da er bedeutend mächtiger wird, scheinbar ganz ersetzt. Durch seine ausschließliche Endigung in den Seitenorganen des Canalis supraorbitalis, zu welchen der Trigeminusast als einfach sensibler Epidermisnerv gar keine Beziehung hat, bleibt ersterer aber trotzdem von letzterem theoretisch unterscheidbar. So wird es möglich, auch die Kopfnerven in Bezug auf ihre Zusammensetzung einer erschöpfenden Analyse zu unterwerfen, was unsere Aufgabe in der nächsten Vorlesung sein soll.

Zweite Vorlesung.

Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven mit Rücksicht auf ihre Zusammensetzung.

Meine Herren! Ich fahre nun fort, Ihnen auf Grund der Darstellung von A. Froriep, über die Entwicklung der Kopfnerven zu berichten.

Zwischen Spinal- und Cranialnerven, das darf man unbedenklich sagen, besteht Homodynamie, d. h. sie sind serial homolog, zwar nicht im einzelnen und nicht in strenger Form, wie die verschiedenen Serien der Spinalnerven untereinander, aber doch im allgemeinen und unter Wahrung einer weitgehenden Selbständigkeit der Differenzierung. Dies tritt gerade darin hervor, daß sich in den Kopfnerven alle jene vier Komponenten wiederfinden, die wir in den Rumpfnerven im Anschluß an Gaskells Theorie unterscheiden konnten, nur daß im Lateralis-Element noch ein fünfter Bestandteil hinzukommt, der den Spinalnerven durchaus fehlt. Wir wollen letzteren vorläufig noch den somatisch-sensiblen Bestandteilen subsumieren und können dann sagen: diese sowohl wie die visceral-sensiblen Elemente sind, ebenso wie bei den Spinalnerven, auch hier in Ganglien vereinigt, den Cranialganglien, welche genau so wie die Spinalganglien aus dem Randstreifen der Medullarplatte entstehen. Im Gegensatz zu den Spinalganglien kommen aber zu dieser Hauptanlage bei einigen Kopfganglien, noch andere Bildungszellen aus weiter lateral, bez. ventral gelegenen Ektodermbezirken hinzu, den Lateralplakoden Kupffers und den Kiemenspaltenorganen Frorieps, auf die wir später zurückkommen werden.

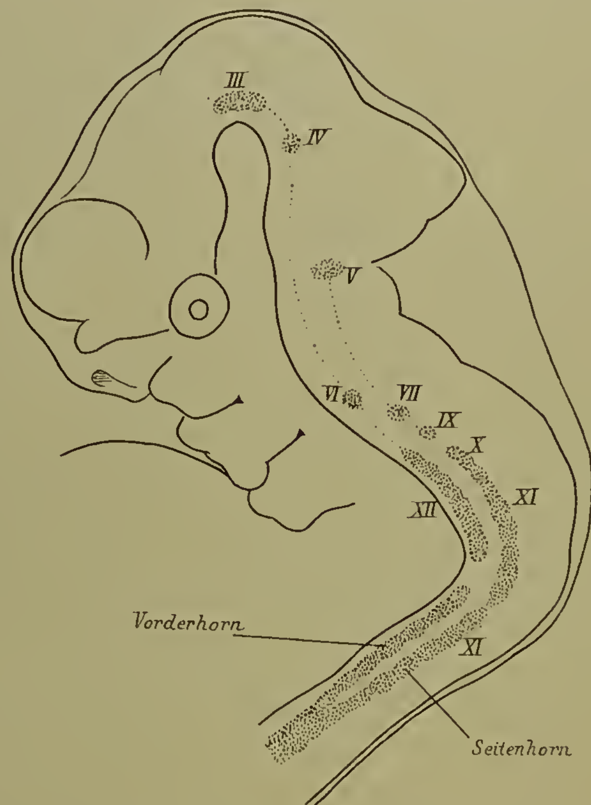


Fig. 6.
Die Vorderhorn- und die Seitenhornkernsäule der motorischen Hirnnerven. Schematisiert nach W. His.

In bezug auf die motorischen Nerven liegt die Frage der Homologie schwieriger.

Als somatisch-motorische Elemente werden ziemlich allgemein die drei Augenmuskelnerven betrachtet (vergl. Fig. 6). Wir dürfen uns aber nicht verhehlen, daß die Gründe, auf die man sich dafür stützen kann, ausschließlich in ihrem zentralen Verhalten sich finden. Die Ursprungskerne nämlich der drei Nerven Abducens, Trochlearis und Oculomotorius liegen bei Embryonen aus allen Wirbeltierklassen in der Wand des Gehirnrohrs so entschieden ventral-medial (Vorderhornzone der His'schen Grundplatte) in der idealen Verlängerungslinie der Hypoglossuskerne, daß dieser Befund viele Bedenken nieder-

schlägt. Bedenken aber können reichlich erweckt werden durch den Entwicklungsmodus der drei Nerven, der nicht nur von dem Typus anderer Nerven abweicht, sondern auch zwischen den drei Nerven selbst gewisse Verschiedenheiten zeigt.

Anders die visceral-motorischen Elemente, d. h. die motorischen Bestandteile in dem Accessorio-Vago-Glossopharyngeus, dem Facialis und dem Maxillo-mandibularis des Trigeminus. Diese Nerven bilden, was ihre motorischen Fasern anlangt, eine in sich geschlossene Gruppe: die motorischen Visceralbogen- oder Branchial-Nerven. In der Art der Entwicklung stimmen sie durchaus überein. Ihre Elemente erscheinen als Neuroblastengruppen, die zwar ebenfalls im ventralen Gebiet der Gehirnwand (His's Grundplatte), aber nicht wie die Kerne der Augenmuskelnerven ventral-medial, sondern dorsal-lateral liegen, d. h. in der Seitenhornzone.

So sehen wir also zwei motorische Kernsäulen im Kopfmark nebeneinander aufwärts ziehen, die Ursprungsstätten der Vorderhorn- und die der Seitenhornnerven. Bei Amnioten, besonders bei Säugetierembryonen, entfällt ein verhältnismäßig langer Abschnitt dieser letzteren Reihe auf den Kern des Accessorius, der mehr oder weniger weit in das Rumpfmark hinein sich erstreckt und beim reifen Tier als laterale Leiste der grauen Substanz am Vorderhorn sich absetzt. An seinem kaudalen Ende wird die Abgrenzung undeutlicher, die Seitenhornzone verliert sich im dorsalen Gebiet des Vorderhorns. Da nun aus diesem letzteren Gebiet die den Spinalnerven beigemischten visceral-motorischen Elemente ihren Ursprung nehmen, die wir als die präcellulären oder präganglionären Fasern des autonomen (sympathischen) Systems besprochen haben, so ist hierin der eine Anhaltspunkt gegeben, um die motorischen Branchialnerven mit jenen visceral-motorischen Elementen zu homologisieren.

Eine weitere Grundlage hierfür bietet die periphere Ausbreitung, d. h. die schon oben im Zusammenhang mit der Hypoglossusentwicklung besprochene Tatsache, daß die von Seitenhornnerven innervierten Kopfmuskeln durchweg aus den Seitenplatten, dem Epithel der Visceralbogenhöhlen, also ventralem Mesoderm entstehen, dessen Homologon im Rumpf in der Darmwandung zu suchen ist, während alle von den Vorderhornelementen der Spinalnerven versorgten Muskeln Produkte des dorsalen Mesoderms, nämlich der Urwirbelmyotome sind (vergl. oben Fig. 4).

Nun scheinen es freilich auf den ersten Blick recht verschiedene Dinge zu sein: einerseits die dem Willen völlig entzogene, fast durchweg glatte Visceralmuskulatur, und andererseits willkürliche Muskelgruppen wie die Kaumuskeln, die Facialismuskulatur und endlich die Kiemenbogenmuskeln der Fische. Denn auch aus der letzteren Gruppe entwickeln sich bei den höheren Wirbeltieren Muskeln heraus wie Tra-

pezius und Sternocleidomastoideus, welche so vollwertig und scheinbar gleichartig in die Körper- nnd Extremitätenmuskulatur sich eingliedern, daß man ihre differente Abkunft niemals hätte vermuten können.

Indessen, ob Muskeln willkürlich oder unwillkürlich sind, ist ein rein physiologisches Kriterium. Embryologie und Phylogenese zeigen übereinstimmend, daß die branchiale Muskulatur ursprünglich der Respiration, daß die spinale der Lokomotion dient. Die Kiemenbogen, Urkiemenmuskeln und Branchialnerven bilden den Apparat für die erstere, Wirbel, Ursegmentmuskeln und Spinalnerven die Grundelemente für die Ortsbewegung. Wenn nun auch gelegentlich im Lauf der onto- und phylogenetischen Umgestaltung spinale Anlagen, wie die epi- und hypobranchialen Muskeln, durch Anschluß an die Kiemenbogen zur Lösung vegetativer Aufgaben herangezogen werden, oder wenn umgekehrt Bestandteile des Kiemenapparates wie der Trapezius, in den Dienst der Lokomotion treten, so ändert dies nichts an der systematischen Stellung dieser Muskeln und der sie versorgenden Nerven. Denn diese ist durch den genetischen Unterschied, welcher morphologisch der allein maßgebende ist, ein für allemal gegeben.

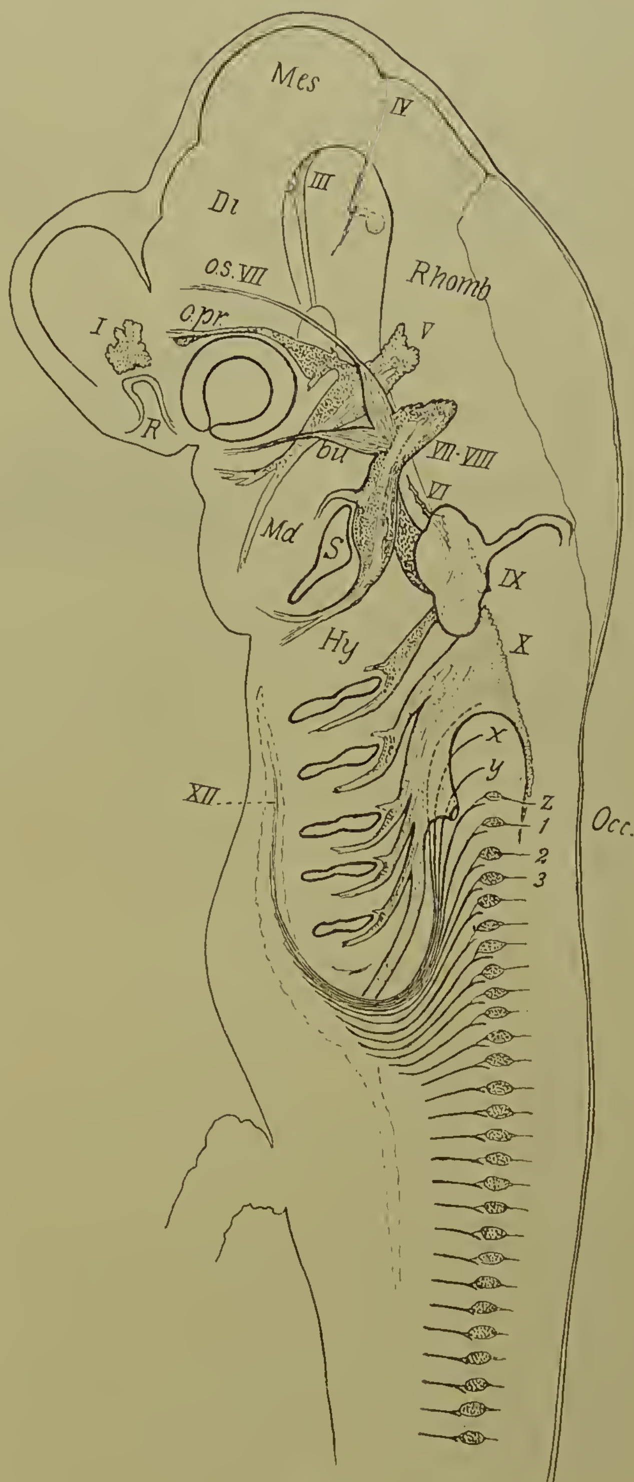


Fig. 7.

Nervensystem eines Selachierembryo (Torpedo ocell., 17 mm Körperlänge). Man vergleiche diese Figur mit Fig. 5 und beachte die Zusammensetzung von Trigeminus und Facialis, ferner die Kiemenspaltenäste des Vagus und die spinale Natur des Hypoglossus. Figur von A. Froriep.

Wir wollen nun, m. H., auf die Ontogenese der Cranialnerven im einzelnen noch kurz eingehen.

Fig. 7 gibt eine Übersicht des primitiven Zustandes der Kopfnerven bei einem Selachierembryo und Fig. 8 demonstriert an einem embryonalen Säugetierhirn die segmentale Gliederung oder Neuromerie des Hirnrohrs und die Beziehung der Kopfnerven zu den Neuromeren.

Unsere Kenntnisse und Anschauungen in betreff der Neuromerie oder Encephalomerie sind immer noch sehr unsicher, trotz der zahlreichen, scheinbar jeden Zweifel ausschließenden Schemata, welche die



Fig. 8.
Gehirn eines Säuger-Embryo (Talpa europ., 5 mm Körperlänge) mit deutlichen Neuromeren. Figur von A. Froriep.

neuere Literatur gebracht hat. Wir wissen nicht, ob und welche Beziehungen zwischen diesen segmentartigen Abschnitten des Neuralrohrs und den Metameren des Kopfmesoderms bestehen. Wir wissen nicht einmal, ob die Neuromere des Zwischen- und Mittelhirns mit denen des Rhombencephalon, und ob diese wieder mit denen des Rückenmarkes homodynam (serial homolog), oder ob diese dreierlei Gruppen vielleicht verschiedener Herkunft sind, so daß sie dann unter einander gar nicht vergleichbar wären.

Gleichwohl kann das, was Fig. 8 zur Anschauung bringt, als sicherstehend betrachtet werden, nämlich: 1. daß das Zwischenhirn zwei, das Mittelhirn drei unter sich gleichwertige primäre Abschnitte

enthält; 2. daß die Seitenwand des Rautenhirns sieben primär gleichwertige segmentale Falten bildet, deren letzte (d. h. das zwölfte Glied der ganzen Reihe) sich ohne deutliche Grenze in das Rückenmark fortsetzt; 3. daß die neun eigentlichen Hirnnerven (III.—XI.) zu bestimmten und durch die ganze Vertebratenreihe identischen Neuromeren in Beziehung stehen, so, wie es Fig. 8 angibt.

Eine zusammengehörige und durch die Lage ihrer Ursprungskerne in der Vorderhornzone der embryonalen Hirnwand charakterisierte Gruppe bilden, wie erwähnt, die drei Augenbewegungsnerven.

Die Ursprungszellen des Oculomotorius nehmen das 3. und 4. Neuromer, d. h. die vorderen zwei Drittel des Mittelhirns, die des Trochlearis das 5. Neuromer, d. h. das hintere Drittel des Mittelhirns ein, die des Abducens liegen beträchtlich weiter kaudalwärts, nämlich im 10. Neuromer, in gleicher Höhe mit Gehörblase und Acusticusganglion.

Oculomotorius und Abducens ähneln sich auch darin noch einigermaßen, daß beide nach Art ventraler Spinalnervenwurzeln als Protoplasmaausflüsse, begleitet von vielen auswandernden Medullarzellen, aber nicht wie die Spinalnervenwurzeln je als einfaches Stämmchen, sondern (vgl. Figg. 7 und 8) als eine lange Reihe von bis zu acht oder noch mehr Bündeln entstehen, welche in der gleichen Längslinie und in ziemlich gleichmäßigen Abständen aus der ventralen Medullarwand hervortreten. In einer gewissen Entfernung von letzterer verbinden sich die einzelnen Ursprungsbündel miteinander zu einer plexusartigen Längskommissur, aus welcher der betr. Nervenstamm hervorwächst zunächst in rostraler Richtung, parallel dem Medullarrohr, dann ventralwärts einbiegend zu den Derivaten der Kopfhöhlenwandungen, aus denen später die betr. Muskeln werden.

Ganz anders erscheint das erste Auftreten des Trochlearis (vgl. Fig. 9). Aus seinen ventral gelagerten Neuroblastengruppen wachsen die Fasern innerhalb der Medullarwand empor bis zur dorsalen Mittellinie am kaudalen Ende des 5. Neuromers und treten hier, mit den gleichnamigen Fasern der Gegenseite sich kreuzend, aus der Wand des Medullarrohrs hervor und in die andere Körperhälfte hinüber. Dort treffen sie bei Selachierembryonen die Scheitelportion der Ganglienleiste (von J. B. Platt 1891 als „primärer Trochlearis" bezeichnet) und treten vorübergehend mit dieser in Verbindung, als ob beide zusammen einen gemischten Visceralbogennerven herstellen wollten. Die Zellenmasse jener Ganglienleistenportion löst sich von der Trigeminusplatte, der sie angehört hatte, ab und stellt vorübergehend ein oder zwei Trochlearisganglien dar, wie ein solches außer in Fig. 9 auch in Fig. 7 abgebildet ist. Dasselbe steht durch Nervenfasern mit dem Trochlearis in Verbindung, so daß dieser Nerv während der betr. Entwicklungsperiode zweifellos ein gemischter Nerv ist. Diese Periode dauert aber nicht lange. Sehr bald atrophieren die Zellen des

Ganglions samt ihren Ausläufern und verschwinden spurlos. Nur das rein faserige, aus dem Zentralorgan zentrifugal hervorgewachsene Trochlearisstämmchen persistiert, um, ventralwärts weiterwachsend, später mit dem Bildungsmaterial des M. obliquus superior sich zu verbinden.

Daß der Trochlearis im fertigen Zustande nur somatisch-motorische Bestandteile enthält, geht aus seiner Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit hervor, da er bei seinem Hervorwachsen nur aus nackten Nervenausläufern besteht und keine einzige Zelle der Medullarwand mit hinausführt; seine Scheidenzellen bekommt er außerhalb, von seiten der erwähnten Scheitelportion der Ganglienleiste.

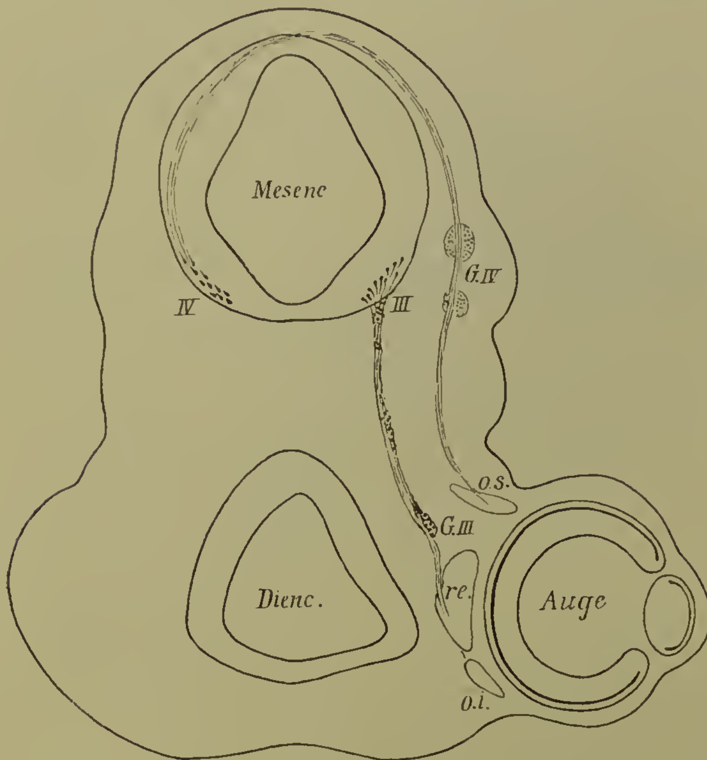


Fig. 9.

Schrägschnitt durch den Kopf eines Torpedo-Embryo, schematisiert. Rechts Kern des Oculomotorius und Auge getroffen, links Kern des Trochlearis. Man beachte die Ganglien der beiden Nerven (*G. III* und *G. IV*). Figur von A. Froriep.

Oculomotorius und Abducens verhalten sich anders. Wie wir erwähnten, werden ihre Wurzelfäserchen beim Hervorwachsen aus dem Medullarrohr von zahlreichen auswandernden Medullarzellen begleitet. Am Abducens scheinen dieselben zugrunde zu gehen, denn dieser Nerv zeigt sich bei Embryonen späterer Stadien rein faserig. Am Oculomotorius dagegen (vgl. Fig. 9) sind sie bleibend und werden höchst wahrscheinlich, wenigstens teilweise, zu visceral-motorischen Elementen II. Ordnung. Sie rücken mit den wachsenden Nervenfasern distalwärts und sammeln sich zu einem rein sympathischen (autonomen) Ggl. oculomotorii (Fig. 9). Dadurch, daß dieses mit dem am N. ophthalmicus profundus des Trigeminus entstandenen Ggl. ciliare verschmilzt, erhält auch dieses letztere den Charakter eines sympathischen (autonomen) Ganglions.

Im Oculomotorius sind demnach neben den für die bekannte Gruppe von Augenmuskeln bestimmten somatisch-motorischen, auch visceral-motorische Bestandteile enthalten, präganglionäre Fasern, die im Mittelhirn entspringen und zum Ggl. ciliare verlaufen. Hier enden dieselben an den erwähnten visceral-motorischen Elementen II. Ordnung, deren peripherische Ausläufer als postganglionäre Fasern die Erregung zu M. ciliaris und Sphincter pupillae leiten.

Als dritte Gruppe der Cranialnerven haben wir die Kiemenbogennerven aufgeführt. Sie zeigen in ihrer Ontogenese ein ziem-

lich einheitliches Gepräge. Es sind gemischte Nerven. Die Entwicklung ihrer motorischen Bestandteile wurde oben bereits besprochen. Nur das visceral-motorische System ist vertreten und zwar in den zwei Modifikationen: einmal für die quergestreifte Respirationsmuskulatur, sodann (Vagus) für den Herzmuskel und für die glatten Muskeln der Atmungs- und Verdauungsorgane. Alle diese efferenten Elemente entspringen, wie wir bereits betont haben, aus solchen Gebieten des Kopfmarkes, welche der dorso-lateralen Zone des Vorderhorns, dem sogen. Lateral- oder Seitenhorn des Rückenmarkes gleichgesetzt werden dürfen, und alle verlassen das Zentralorgan in einer dorso-lateralen Längslinie, derselben, in der auch die afferenten Fasern in das Organ eintreten.

Die motorischen Abschnitte im Trigeminus, Facialis und Vago-Accessorius sind also relativ einfach zu übersehen. Im rezeptorischen Gebiete dagegen liegen die Verhältnisse wesentlich schwieriger.

Schon früher wurde erwähnt, daß die Kopfganglien nicht wie die Spinalganglien nur von der Ganglienleiste gebildet werden, daß vielmehr am Aufbau einiger Cranialganglien auch periphere Bezirke der Epidermis beteiligt sind. Das Studium dieser komplizierten Entwicklungsvorgänge hat sehr viel Arbeit erfordert, und da es noch nicht zum Abschluß gekommen ist, soll im folgenden zunächst eine historische Darstellung unserer Kenntnisse und Ansichten auf diesem Gebiete gegeben werden.

Seit 1875 kennt man durch Arbeiten von Götte und von Semper eigenartige Verdickungen an den dorsalen Ästen einiger Hirnnerven, seit 1883 durch van Wijhe ebensolche an den ventralen Ästen bei Selachierembryonen. Sie haben für Bildungsstätten von Nerven, speziell von solchen der Seitenorgane gegolten. 1885 hat dann aber Froriep in einer für diese Dinge grundlegenden Arbeit nachgewiesen, daß zwar die dorsalen Äste der rezeptorischen Nerven mit Seitenorgananlagen in Zusammenhang stehen, daß aber die ventralen Äste andersartige Bildungen schaffen. Es verdickt sich an der Stelle, wo sie sich der Oberfläche nähern, das Epidermisfeld; das Ganglion des sensiblen Nerven wölbt sich diesem entgegen und bildet mit ihm verschmelzend eine einheitliche Organanlage. Froriep (1885) hat, vorzugsweise durch Untersuchungen an Säugetierembryonen, die Anschauung begründet, daß diese an den Kiemenspalten entstehenden Epidermisverbindungen des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus als ontogenetisch sich forterhaltende Rudimente phylogenetisch verloren gegangener Sinnesorgane aufzufassen seien, und führte die Bezeichnung Kiemenspaltenorgane dafür ein. Dieser Auffassung hat sich später Beard (1886) angeschlossen, der bei Selachierembryonen auch im Bereich des Trigeminus, wo Froriep bei Säugerembryonen sie vermißt hatte, solche gangliöse Epidermisverbindungen aufgefunden hat. Allerdings unterscheidet Beard nicht bestimmt zwischen Kiemenspaltenorganen und Seitenorganen

Zu einer anderen Anschauung kam C. v. Kupffer (1891). Nach seiner auf die Befunde bei Petromyzon Planeri gegründeten Schilderung treten die der Froriepschen Darstellung im allgemeinen entsprechenden Epidermisverdickungen, die v. Kupffer Plakoden nennt, selbständig auf und wandeln sich, unabhängig von Nerven, zu Ganglien um. Der betreffende Kopfnerv verbinde

2*

sich erst später mit dem bereits abgeschnürten epidermogenen Ganglion, indem er dabei selbst zu einem neuen Ganglion anschwelle. Diese Anschwellung des primären Kopfnerven nennt v. Kupffer mediales Ganglion, das mit diesem verschmelzende dorsal-epidermogene nennt er laterales Ganglion, und das aus der Verschmelzung beider hervorgehende ist sein Hauptganglion. Auch die ventral-epidermogenen Kiemenspaltenorgane seien nur Ganglienbildungsstätten, und die in denselben entstandenen epibranchialen Ganglien beteiligen sich nach v. Kupffer lediglich an der Bildung der branchialen Endzweige. Bei der Ablösung der dorsal- sowohl wie der ventral-epidermogenen Ganglien zeige sich nirgends die Anlage eines Sinnesorganes. Mit alleiniger Ausnahme der Gehörblase, welche im engsten Anschluß an das Lateralganglion des Acusticofacialis-Gebietes sich bilde, seien alle diese Ganglien der dorsalen sowohl wie der ventralen Reihe durchaus selbständige Bildungen, in keiner Abhängigkeit von Hautsinnesorganen stehend.

Während also Froriep den Hauptnachdruck auf den ancestralen Wert der Kiemenspaltenorgane und ihre Bedeutung für die morphologische Beurteilung der Kopfnerven legte, hob v. Kupffer mehr die histogenetische Funktion jener Gebilde hervor und deren theoretische Bedeutung für unsere allgemeinen Vorstellungen von der Entstehung des peripherischen Nervensystems. Gedanken, wie sie bereits durch v. Lenhossék und Retzius (1892) formuliert worden waren, führten v. Kupffer (1894) zu der Ansicht, daß in den Plakoden der Wirbeltierembryonen die primären Sinnesepithelien der wirbellosen Vorfahren gegeben seien. Man brauchte sich nur vorzustellen, daß die Sinneszellen dieser Epithelien in die Tiefe rücken, dabei einerseits rezipierende Ausläufer an der Oberfläche zurücklassen, andererseits abgebende Ausläufer nach dem Zentralorgan senden, und man hätte ein Bild von der ursprünglichen Entstehung der sensibelen Außenneurone, wie die Zeichnungen nach Retzius im I. Bande dieser Vorlesungen, p. 51, Fig. 20, es veranschaulichen.

v. Kupffer's Auffassungen fanden allgemeinen Anklang. Während vorher die Abstammung aller Bestandteile des Nervensystems von Medullarplatte und Ganglienleiste als feststehender Lehrsatz galt, dachte man sich nun den Vertebratenembryo, im Anschluß an die zwei Längsreihen der dorsalen und der ventralen Plakoden, von einem Netz primordialer Sinnesflächen überzogen, von denen aus durch Versenkung der Elemente das gesamte peripherische Nervensystem oder zum mindesten das System der afferenten Cranialnerven seinen Ausgang nehme. Die Ganglienleiste wurde entbehrlich. Einzelne Forscher wie Goronowitsch (1893) und Julia B. Platt (1894) gingen soweit, sogar die Mitwirkung derselben bei der Bildung der Ganglien und Nerven ganz in Frage zu stellen, ihre Aufgabe vielmehr nur in der Bildung von stützendem Mesenchym („Mesektoderm") zu erblicken, alle Bestandteile des rezipierenden Nervensystems dagegen direkt aus der embryonalen Epidermis abzuleiten.

Dieser extreme Standpunkt dürfte heute kaum noch Vertreter haben. Selbst Koltzoff (1902), der ebenso wie v. Kupffer die Embryonen von Petromyzon Planeri einer eingehenden Untersuchung unterzogen hat, läßt zwar den Ganglienleisten in ausgedehntem Maße Zellen des Ektoderms sekundär sich beigesellen, beschränkt diesen Vorgang jedoch auf die verhältnismäßig sehr kurze Periode, in der die Körperlänge der Embryonen von 2 mm auf 3 mm, und die Zahl der angelegten Kiementaschen von drei auf sechs steigt. Größeren Nachdruck legt er auf die andere Seite der Erscheinung, nämlich die erwähnte partielle Umgestaltung der Ganglienleisten zu Mesektoderm („sekundäres Mesoderm", Brauer), das nach Koltzoff mit mesodermalen Zellen gemischt das Mesenchym der Visceralbogen liefert.

Dritte Vorlesung.

Die Ganglien der Kiemennerven.

M. H.! Wir schlossen die vorige Vorlesung mit einer historischen Übersicht der bisherigen Erfahrungen über die Entstehung der Cranialganglien. Es blieb dabei manches dunkel. Auf Grund erneuter Untersuchung gibt A. Froriep folgende Darstellung, durch welche die in Rede stehenden Vorgänge vielleicht verständlicher werden.

Das wesentlichste, was auch schon aus der historischen Übersicht hervorging, ist die Tatsache, daß die sensibelen Abschnitte des Kiemennervenkomplexes, d. h. des Trigeminus, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus und Vagus nicht so einheitlicher Abstammung sind wie diejenigen der Spinalnerven. Die aus der Medullarplatte stammenden und in der Ganglienleiste enthaltenen Elemente, die bei den Spinalnerven die einzig vorhandenen sind, lassen sich bei den genannten Kopfnerven ebenfalls nachweisen, zu ihnen kommen hier aber noch zwei andere Bestandteile hinzu, die in typisch lokalisierten, selbständigen Verdickungen des Ektoderms entstehen, die einen in den dorsal gelegenen Seitenorgananlagen, welche v. Kupffer Lateralplakoden genannt hat, die anderen in den ventral gelegenen Frorieppschen Kiemenspaltenorganen, die nach v. Kupffers Nomenklatur als Epibranchialplakoden zu bezeichnen sein würden. Es wird nun unsere Aufgabe sein nachzuweisen, in welcher für die einzelnen Nerven wechselnden Weise die Kopfganglien aus diesen drei Bestandteilen — Ganglienleiste, Seitenorgane, Kiemenspaltenorgane — sich zusammensetzen.

Wir wollen dabei von den Befunden bei Cyclostomen ausgehen und müssen zunächst hervorheben, daß diese mit denen bei den Gnathostomen nicht völlig identisch sind. Denn, während bei ersteren ausgedehnte, aber kurz dauernde und wenig konstante Berührungen zwischen Ganglienanlagen und Epidermis von rein embryonalem, nirgends auf bleibende Organe zurückweisendem Charakter vorzuliegen scheinen, zeigen die Gnathostomen im Gegenteil nur solche Verbindungen der beiden Gewebskategorien, welche entweder noch bei jetzt lebenden Formen zu bleibenden Sinnesorganen, den Lateralorganen, werden, oder aber, wie die Kiemenspaltenorgane, derartig typische Organanlagen darstellen, daß sie nur als Rudimente phylogenetisch verloren gegangener Sinnesorgane verständlich werden. Gleichwohl dürfen die in Rede stehenden Anlagen bei den beiden Vertebratengruppen zweifellos als gleichwertig betrachtet werden.

In Fig. 10 ist das Gangliensystem der Kopfnerven eines 4 mm langen Ammocoetes, der Larve von Petromyzon Planeri, nach v. Kupffer wiedergegeben. Man sieht zwei Reihen von Ganglien; die kürzere dorsale Reihe sind die aus der Ganglienleiste entstandenen Hauptganglien, mit denen in den Ganglien des Facialis und Vagus Seiten-

organelemente bereits verschmolzen sind; die längere ventrale sind die an den Kiemenspaltenorganen gebildeten Epibranchialganglien. Gehen wir hier die einzelnen Nerven durch.

Der Trigeminus tritt nicht als ein einfacher Kopfnerv auf, sondern entsteht durch die Verschmelzung von zwei vielleicht als segmental zu sondernden Nerven, die die zwei ersten Hauptganglien bilden, erstens das Ggl. ophthalmicum (mesocephalicum, Trigeminus I) mit N. ophthalmicus profundus, und zweitens das Ggl. maxillo-mandibulare (Trigeminus II.) mit R. maxillaris und R. mandibularis. Bei Cyclostomen sowie einzelnen Selachiern und Ganoiden bleiben diese beiden Ganglien zeitlebens gesondert und bei allen Anamnien treten sie wenigstens embryonal selbständig auf und verschmelzen erst spät

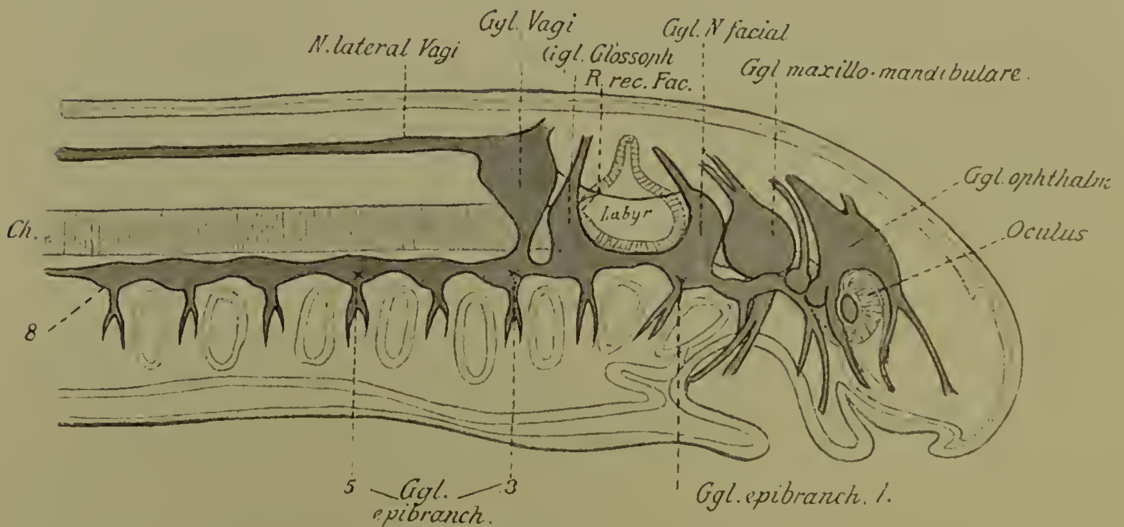


Fig. 10.

Kopfabschnitt einer 4 mm langen Larve von Petromyzon Planeri. Nach v. Kupffer, Bezeichnungen abgeändert nach Koltzoff.

miteinander zur Bildung des Ggl. Gasseri. Auch bei Sauropsiden sind noch deutliche Anzeichen der selbständigen Herkunft der beiden Bestandteile vorhanden, während bei Mammalien dieselbe kaum noch erkennbar ist. Als drittes Hauptganglion der dorsalen Reihe folgt das des Facialis und hinter der Labyrinthblase als viertes und fünftes die Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus.

Das Hauptganglion des Vagus entsendet im dorsalen Gebiet kaudalwärts den N. lateralis Vagi; es ist rostralwärts durch den R. recurrens Facialis (Fig. 10 u. 11) über die Labyrinthblase hinweg mit dem Hauptganglion des Facialis verbunden; man darf wohl vermuten, daß in dieser letzteren Verbindung der Anschluß des N. lateralis Vagi an die Lateralisbestandteile des Acusticolateralis gegeben ist.

Die ventrale Reihe stellt eine lange Kette dar, deren Anschwellungen, die an den Kiemenspaltenorganen entstandenen epibranchialen Ganglien, je über den Kiemenbögen liegen und über die Taschen hin-

weg durch eine Längskommissur verbunden sind. Die Zahl dieser epibranchialen Ganglien gibt v. Kupffer auf 12, Koltzoff dagegen für dasselbe Stadium nur auf 8 an. Das erklärt sich daraus, daß v. Kupffer zwischen Linse und erster Kiementasche vier Ektodermverdickungen unterscheidet und als Kiemenspaltenorgane zählt, welche Koltzoff nicht als solche anerkennt. Letzterer Forscher beschreibt als vorderstes Kiemenspaltenorgan dasjenige, das, über der ersten Kiementasche gelegen, dem Facialis zugehört, und zählt dann je eines über jeder Kiementasche, also, da acht Kiementaschen vorhanden sind, auch acht Kiemenspaltenorgane bezw. -ganglien. Die diese Ganglien verbindende Längskommissur ist vom dritten Ganglion ab nichts anderes als der Stamm des Vagus, der sich als R. branchiointestinalis vom achten Ganglion ab zum Darmkanal fortsetzt.

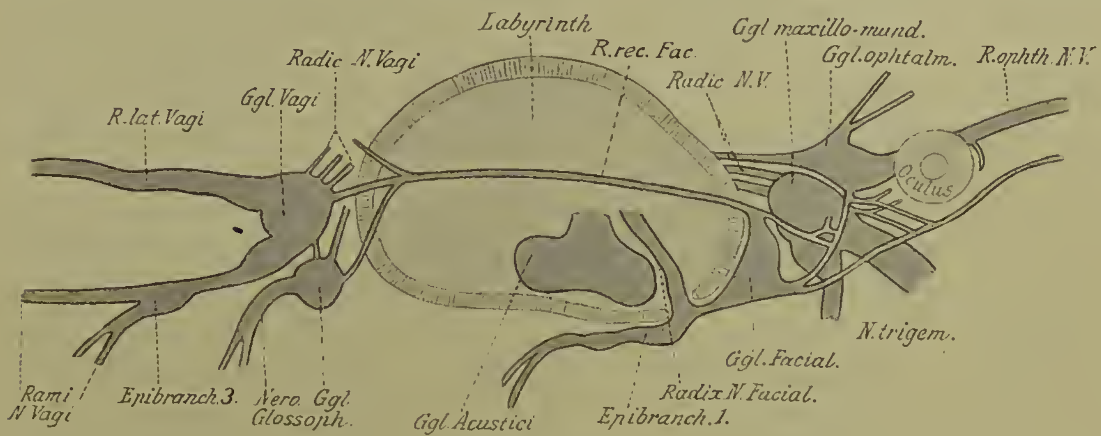


Fig. 11.
Kopfnerven eines fast reifen Petromyzon-Embryos nach v. Kupffer, Bezeichnungen abgeändert nach Koltzoff.

Fig. 11 zeigt die Kopfnerven eines nahezu ausgewachsenen Ammocoetes. Die beiden Trigeminusganglien sind nach wie vor selbstständig und das Facialisganglion hat sich durch eine Einschnürung in zwei Teile gegliedert, die dorsale und zugleich vordere, die man als Lateralisportion, und die ventrale, zugleich hintere, die man als Kiemenspaltenportion unterscheiden kann. Die erstere, dorsale Portion dokumentiert ihre Zugehörigkeit zum Lateralissystem schon dadurch, daß sie die den Supra- und Infraorbitalkanal der Seitenorgane versorgenden Äste (R. ophthalmicus superficialis Facialis und R. buccalis) aufnimmt, außerdem mündet aber auch der R. recurrens Facialis in sie ein, durch den, wie erwähnt, die Pars lateralis Vagi an die Lateraliswurzel des Acusticofacialis angeschlossen erscheint.

Die ventrale Portion des Facialisganglions stellt das erste Epibranchialganglion dar, wie es schon in Fig. 10 unterscheidbar war. Die Längskommissur der Epibranchialganglien aus Fig. 10 existiert jetzt vor dem Vagus nicht mehr. Ein Rest des zweiten Ganglions

ist in das Ggl. Glossopharyngei aufgenommen, das dritte sowie die in Fig. 11 nicht mehr dargestellten folgenden Epibranchialganglien liegen nun als Anschwellungen des R. branchio-intestinalis Vagi je über den Kiemenbögen und die Äste der Kiemennerven gehen von ihnen aus. Das Ggl. Vagi ist wesentlich nur aus dem dorsalen Teil des ursprünglichen Vagusganglion hervorgegangen und wahrscheinlich vorwiegend als Ggl. nervi lateralis Vagi aufzufassen. Wie erwähnt, steht es rostralwärts durch den R. recurrens Facialis in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Lateralisportion des Facialis.

Bei den Gnathostomen gestalten sich die Verhältnisse anders. Schon bei Selachierembryonen, wo sie am primitivsten liegen, können wir Ektodermkontakte der Ganglien in einer Ausdehnung, wie sie v. Kupffer und mit gewissen Einschränkungen auch Koltzoff für Petromyzonembryonen beschreiben, nicht nachweisen. Wie schon erwähnt, sind auch bei Selachierembryonen zwei Kategorien von Kontakten unterscheidbar, nämlich dorsal die Seitenorgananlagen (v. Kupffers Lateralplakoden) und ventral die Froriepschen Kiemenspaltenorgane, und beide dürfen nach ihrer Lage mit den entsprechenden Ektodermverdickungen bei Ammocoeten unbedingt homologisiert werden. Während aber bei den letzteren die Verbindung der Ganglien mit den Plakoden ganz vorübergehender, ausgesprochen embryonaler Natur zu sein scheint, zeigt dieselbe bei Gnathostomen festere, auf funktionelle Verknüpfung hinweisende Beziehungen.

In Fig. 12 liegt Ihnen, meine Herren, ein übersichtliches Bild der beiden Kategorien von Ektodermkontakten bei einem Torpedoembryo von 12 mm Länge vor, die ventralen Kiemenspaltenorgane sind blau, die ursprünglich dorsalen Seitenorgananlagen rot dargestellt.

Hier zeigen sich die dorsalen Verbindungen verhältnismäßig unbedeutend, sie finden sich an der Oberfläche unregelmäßig verteilt in zwei Gebieten, in dem des Vagus und dem des Facialis; hierzu kommt noch die Verbindung des Acusticus oder N. octavus mit dem Epithel der Gehörblase, diese ist aber bereits in die Tiefe verlagert.

Am Vagus liegen dorsal fünf kleinere circumskripte Verbindungen in einer Längsreihe geordnet, die fünfte ist doppelt so groß als die vier ersten; in der Fortsetzung der Reihe folgt dann hinter der fünften eine beträchtlich größere, die vom kaudalen Rand der Vagusplatte ausgehend, sich als langer Streifen auf den Rumpf erstreckt, hier auf der Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Zone entlanglaufend. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß dies die Anlage der Organe der Seitenlinie ist.

Nicht minder deutlich geben sich die Ektodermverbindungen im Gebiet des Facialis als Anlagen von Seitenorganen zu erkennen: die Canales supraorbitalis, infraorbitalis, hyomandibularis

an den drei Lateralisästen des Facialis, den Rr. ophthalmicus superficialis, buccalis, mandibularis externus (vergl. Fig. 5).

Alle diese Anlagen an Vorderkopf, Hinterkopf und Rumpf wuchern in der anschließenden Embryonalperiode lebhaft weiter zur Herstellung des so ausgedehnten und komplizierten Systems der Seitenorgane.

Ganz anders stellen sich die ventralen Kontakte, die Kiemenspaltenorgane dar. Sie sind auf ganz bestimmte Lokalitäten beschränkt, nämlich auf den dorso-caudalen Rand der Visceralspalten, und sitzen an den typisch segmentalen, ventralen Ästen, nämlich an dem des Facialis am Rand des Spritzlochs, an dem des Glossopharyngeus am Rand der ersten, und an denen des Vagus am Rand der zweiten und folgenden Kiemenspalten. Der R. posttrematicus, der den eigentlichen Stamm eines solchen segmentalen Astes darstellt, läuft hinter dem Organ vorüber in den betreffenden Visceralbogen hinein; er ist in dem dargestellten Stadium vorläufig der einzig vorhandene Nervenast. Später entstehen von der das Kiemenspaltenorgan tragenden Ganglien-Anschwellung aus noch die Rr. praetrematicus und palatinus bezw. pharyngeus (vgl. Fig. 7 und Fig. 5).

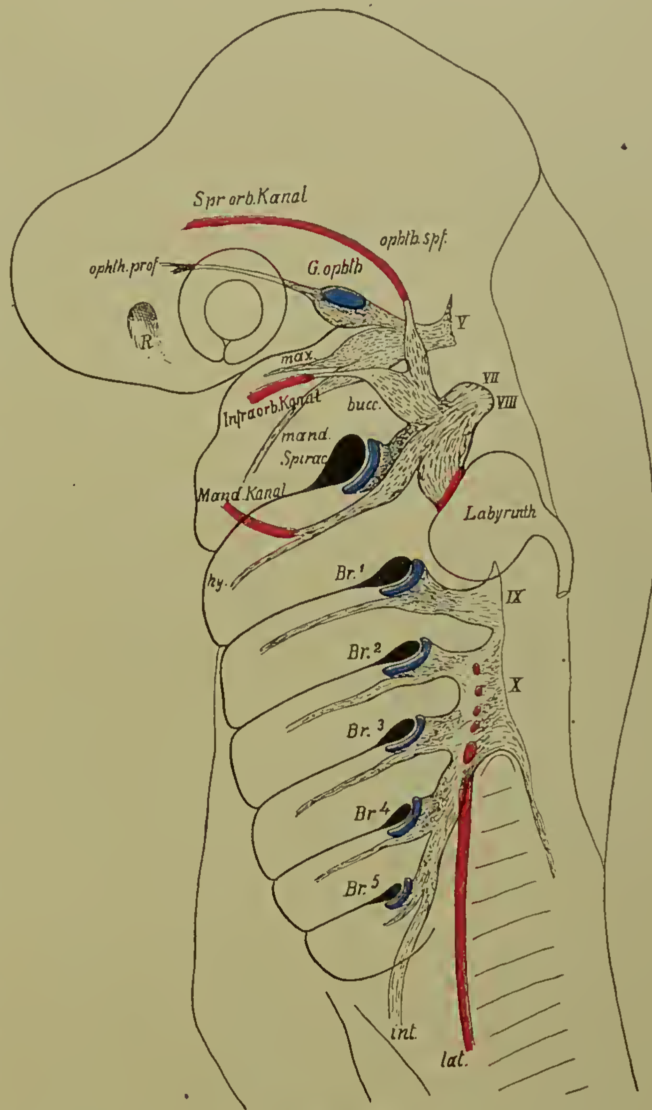


Fig. 12.

Ektodermkontakte der Kopfnerven bei einem 12 mm langen Torpedo-Embryo.
Kiemenspaltenorgane und Kontakt des Ggl. ophthalmicum blau, Seitenorgane rot. Figur von A. Froriep.

Außer diesen Organen an Spritzloch und Kiemenspalten ist bei dem Embryo der Fig. 12 noch eine Ektodermverbindung vorhanden, die aller Wahrscheinlichkeit nach morphologisch jenen beizuordnen ist, nämlich die am Ggl. ophthalmicum des Trigeminus.

Ihr Vorkommen ist für Ichthyopsiden und Sauropsiden sichergestellt, bei Mammalien dagegen hat zwar Froriep (1885) in entsprechender Lage eine zirkumskripte Ektodermverdickung nachgewiesen, konnte aber niemals eine Verbindung des Ganglions mit derselben feststellen. Die Frage ist für Säuger noch unentschieden. Für Gymnophionen hat Brauer (1904) den Nachweis geführt, daß bei dieser primitiven Sauropsidenform das Ggl. ophthalmicum ganz und gar aus dieser Plakode entsteht.

Eine Vermutung Brauers, daß die Ektodermverbindung am Trigeminus sich bei allen Formen auf das Ggl. ophthalmicum beschränke, kann Froriep für Selachier bestätigen. Das Ggl. maxillo-mandibulare liegt nach seinen Beobachtungen bei jungen Torpedoembryonen bis in das Stadium der Fig. 12, dem Ektoderm zwar mehr oder weniger dicht an, es wurde aber niemals eine wirkliche Verbindung zwischen beiden gesehen, wie eine solche am Ggl. ophthalmicum während einer langen Periode stets nachweisbar ist.

Die Frage, ob diese Verbindung als Seitenorgan oder als Kiemenspaltenorgan zu betrachten sei, entscheidet Froriep jetzt unbedenklich im letzteren Sinne.

Was die mutmaßliche Receptionsqualität der Kiemenspaltenorgane anlangt, so ist die früher geäußerte Vermutung, daß dieselbe mit derjenigen der Seitenorgane identisch sei, nach Froriep jetzt aufzugeben, da Seitenorgane ausschließlich an ursprünglich dorsalen Ästen und Ganglien des Acusticolateralis-Systems vorkommen. Die ventrale Lage der Kiemenspaltenorgane und ihre Verbindung mit den visceralsensiblen Fasern, die sich über die inneren und äußeren Oberflächen der Visceralbogen ausbreiten, sprechen dafür, daß die Kiemenspaltenorgane Chemoreceptionen, und zwar wahrscheinlich dem Geschmacke dienen.

Ein Argument gegen ihre Auffassung als Seitenorgane liefert auch das Organ am Ggl. ophthalmicum. Denn daß der Trigeminus der Lateraliselemente vollständig entbehrt, das wird aufs schlagendste durch das Verhalten der drei oben eingehender besprochenen Lateralisäste des Facialis bewiesen, welche das gesamte Gebiet des Trigeminus überziehen und mit Seitenorganen versorgen. Die Eigenart des Trigeminus beruht zweifellos in seinem Gehalt an somatisch-sensibelen Elementen der allgemeinen Hautempfindlichkeit. Die Existenz jenes Organs aber, das einem Kiemenspaltenorgan gleichzusetzen ist, beweist, daß der Trigeminus außerdem ursprünglich auch visceral-sensibele Bestandteile besessen hat und wahrscheinlich noch besitzt, und hierdurch erhält die Annahme seiner Homodynamie mit den Visceralbogennerven im engeren Sinne, d. h. mit Facialis, Glossopharyngeus und Vagus eine weitere Stütze.

Die Entwicklungsgeschichte hat also mit großer Sicherheit gezeigt, daß die Kopfnerven sehr wesentlich anders als die Spinalnerven zusammengesetzt sind. Auch wenn man von dem so eigenartigen Acusticolateralis-System absieht, weil es möglicherweise sekundär erworben und den Visceralbogennerven nur beigesellt sein könnte, sich auch nur bei wasserlebenden Tieren findet, so bleibt doch gerade in den Kiemenspaltenorganen ein Element, das, bei allen Vertebraten vorhanden, einen durchaus integrierenden Bestandteil der Visceralbogennerven darstellt, den Spinalnerven jedoch völlig fehlt.

Betrachten wir im einzelnen die Kopfganglien der Fische auf ihre Zusammensetzung, so sehen wir, daß die aus der Ganglienleiste stammenden somatisch-sensibelen Elemente, die bei den Spinalganglien die Hauptmasse ausmachen, in den meisten Cranialganglien ganz gegen die visceral-sensibelen Bestandteile zurücktreten. Nur das Ggl. maxillo-mandibulare des Trigeminus besteht im wesentlichen aus somatisch-sensibelen Bestandteilen, und auch im Ggl. ophthalmicum finden sich solche, sowie in geringer Menge (R. auricularis vagi der Säuger) im ersten Kiemenganglion des Vagus.

Die aus den Seitenorgananlagen (rot in Fig. 12) stammenden Lateraliselemente gibt es nur in den drei Lateralisganglien des Facialis, ferner im Ggl. acusticum und im Ggl. Rami lateralis Vagi.

Die aus den Kiemenspaltenorganen (blau in Fig. 12) stammenden visceral-sensibelen Bestandteile specifisch chemoreceptorischer Natur sind die Hauptkomponenten des Ggl. ophthalmicum, des Spritzlochganglions des Facialis, sowie sämtlicher Kiemenganglien des Glossopharyngeus und Vagus.

Und was endlich die visceral-sensibelen Elemente allgemein receptorischer Natur aus den Schleimhautoberflächen der Eingeweide betrifft, so ist es zwar wahrscheinlich, daß solche in den Cranial- wie in den Spinalganglien vorhanden sind, wir haben darüber aber weder hier noch dort eingehendere Kenntnis. Dagegen wissen wir, daß in den Cranialganglien visceral-motorische Elemente 2. Ordnung, d. h. die Ursprungszellen von postganglionären sympathischen Fasern enthalten sind, und gerade diese liegen im spinalen Gebiet nicht in den Spinalganglien, sondern weiter distalwärts hinausgerückt in den autonomen Ganglien. In allen diesen Beziehungen finden sich also zwischen Cranial- und Spinalnerven mehr trennende als vereinigende Momente.

Nun noch einen Blick auf die Verschiedenheit der Kiemennerven bei niederen und bei höheren Vertebraten.

Die Ganglien der Visceralbogennerven in jener mächtigen Entfaltung, welche sie bei wasserlebenden Anamnien bieten (Fig. 5 u. 7), bestehen, wie wir sahen, ganz überwiegend aus den genannten zwei sensorischen Komponenten, dem Lateraliselement, zu dem auch die ganze Fasermasse des Octavus gehört, und dem Element der Kiemenspaltenorgane, welches das der Geschmacksknospen mit umfaßt.

Bei den Amnioten verschwindet das Lateralissystem bis auf den Octavus ganz. Von dem System der Kiemenspaltenorgane erhalten sich zwar die Ganglien sowohl wie ein Teil der wesentlichen Äste, nämlich: das Ggl. geniculi mit Chorda tympani und N. petrosus superficialis major, das Ggl. petrosum mit R. lingualis und N. tympanicus und endlich das Ggl. nodosum mit N. laryngeus superior

und Pharynxästen des Vagus, — aber auch dieses System erscheint bei den höheren Wirbeltieren beträchtlich reduziert im Vergleich mit den Befunden bei Fischen.

Gerade umgekehrt verhält es sich mit den Elementen der allgemeinen Hautsensibilität. Diese spielen im Kopfgebiet der wasserlebenden Anamnien keine bedeutende Rolle, sie sind zwar, wie wir sahen, vorhanden, der sensibele Trigeminus besteht sogar vorwiegend aus solchen, aber sie erscheinen zurückgedrängt, fast verdeckt durch die beiden sensorischen Systeme der Lateral- und der Kiemenspaltenorgane. In dem Maße nun, wie diese letzteren bei Sauropsiden und Mammalien zurücktreten, entfalten sich die Hautäste des Quintus, die beiden Trigeminusganglien schwellen mehr und mehr an, sie verschmelzen immer inniger mit einander und werden allmählich zu dem umfangreichen Komplex des Ganglion Gasseri.

Alle diese im peripheren Gebiet im Lauf der Phylogenese platzgreifenden Veränderungen haben entsprechende Umgestaltungen des Zentralorgans zur Folge. Denn wie im motorischen System z. B. bei den Torpediniden mit der exzessiven Entwicklung der aus gewissen Kiemenmuskeln entstehenden elektrischen Organe die zugehörigen visceral-motorischen Elemente des Vagus sich ebenfalls übermäßig vermehren und so den Lobus electricus erzeugen, der die ganze Rautengrube überlagert, ebenso geht auch im sensorischen Gebiet mit jeder hochgradigen Entfaltung spezifischer Rezeptionsorgane an der Peripherie die Vergrößerung des zugehörigen Endkernes im Kopfmark Hand in Hand.

Solche Hypertrophien scharf umschriebener Bezirke in der Medulla oblongata der Fische haben wir oben in der 1. Vorlesung schon kennen gelernt im Lobus acustico-lateralis, der die Seitenorgannerven, und im Lobus visceralis, welcher die aus Facialis, Glossopharyngeus und Vagus zuströmenden Geschmacksfasern aufnimmt. Mit der bei den höheren Vertebraten sich vollziehenden Reduktion dieser beiden, nur für das Wasserleben dienlichen Systeme müssen auch ihre Aufnahmezentren, mit Ausnahme derjenigen des Acusticus, sich zurückbilden, und andererseits mit der Entfaltung der dem Luftleben sich anpassenden allgemein-sensiblen Hautnerven umgekehrt die Kernsäule des Trigeminus und sein Tractus spinalis ein Übergewicht erlangen.

Durch diese Wechselbeziehung, die Abhängigkeit der zentralen von den peripherischen Teilen gewinnen die Befunde im peripherischen Nervensystem Bedeutung für das vergleich.-anatomische Studium von Gehirn und Rückenmark, und so werden wir besonders bei der Schilderung der Oblongata in der Reihe der Wirbeltiere (7. Vorlesung) an die hier gegebenen Erörterungen wieder anknüpfen.

Vierte Vorlesung.

Vom Rückenmarke. 1. Der Eigenapparat.

Meine Herren! Das Rückenmark wird am besten als ein mächtiger fast selbständiger Apparat aufgefaßt, bestimmt die rezeptorischen Fasern aus den Wurzeln aufzunehmen und die Rumpf-Extremitätenmuskulatur sowie die Eingeweide mit motorischen Fasern zu versehen. In seiner embryonalen Anlage ungegliedert, zeigt es doch später bei vielen reifen Tieren deutlich segmentäre Anordnungen. Die Zahl der Segmente ist ganz von der Zahl der Körpersegmente abhängig, ja innerhalb der gleichen Art (Schlangen) gelegentlich variierend, wie auch selbst bei Säugern die Anzahl der Spinalwurzeln nicht ganz gleich innerhalb der gleichen Art ist. Die Form hängt von der Ausbildung des Eigenapparates und der Faserbahnen ab, welche diesen in sich und mit Hirnteilen verbinden.

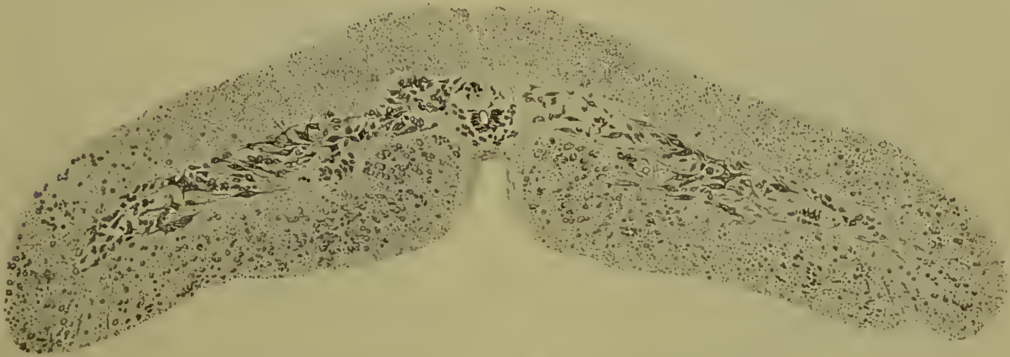


Fig. 13.
Transversalschnitt durch das Rückenmark von Myxine glutinosa. Fibrillenfärbung nach Bielschowsky.

Der Eigenapparat wird zusammengesetzt aus den eintretenden rezeptorischen Wurzeln und dem zentralen Grau, wo jene enden; aus den austretenden motorischen Wurzeln und ihren Ursprungstätten und schließlich aus Zellen und Bahnen, welche geeignet sind, die im Rückenmarke vorhandenen Apparate in sich zu zweckmäßiger Tätigkeit zu verknüpfen.

End- und Ursprungstätten der Nervenbahnen liegen im wesentlichen zentral, die Leitungsbahnen sind peripherer gelagert. Immerhin ist bei den niederen Vertebraten diese Abscheidung zwischen zwei verschiedenartigen Substanzen, einer gangliösen zentralen und einer nervösen peripheren, nie so scharf wie bei den Mammaliern. Überall wird die zentrale Substanz von Faserbündeln durchzogen, nirgendwo ist sie scharf abgegrenzt. Wo sehr wenig Leitungsapparat vorhanden ist, ist auch das sonst auf dem Querschnitte mehr oder weniger runde Rückenmark flacher, bandförmiger, so bei Myxine und Petromyzon.

Auch die Körperform hat hier und da Einfluß auf die Gestalt des Rückenmarkes. So liegt dasselbe z. B. bei dem fast kugligen

Orthagoriscus als kurzer Stummelanhang des Gehirnes ganz im Schädel, während die Wirbelsäule nur die Wurzelfäden enthält, welche auf längerem Wege ihrer Austrittsstelle zuziehen.

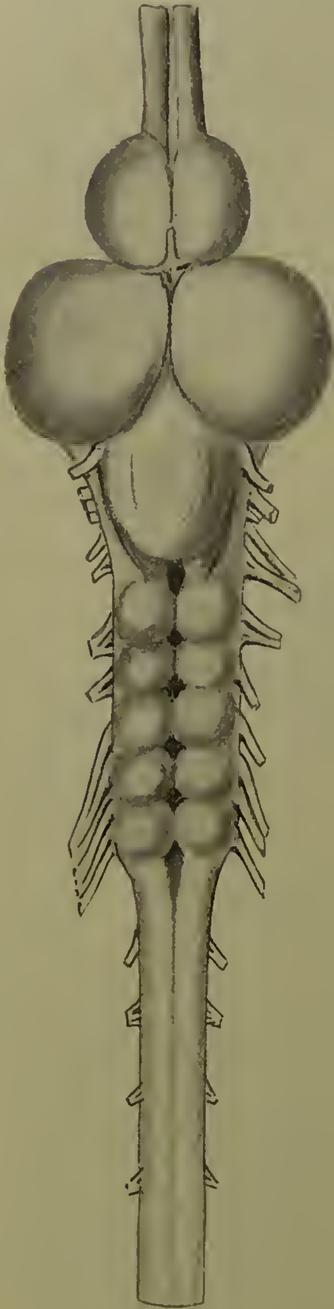


Fig. 14.
Das Gehirn und das Rückenmark von Trigla gunardus. Dorsalansicht, 5 mal vergr.

Die Gesamtmasse des Rückenmarkes ist nur abhängig von der Körpergröße des Tieres, d. h. von der Menge der zu ihm in Beziehung stehenden Somiten, von der Größe der Hautoberfläche und vor allem auch von der Menge der zu versorgenden Muskulatur. Gegenüber diesen Verhältnissen tritt die Vergrößerung durch etwa vorhandene Leitungsbahnen zu frontaleren Hirnteilen so zurück, daß z. B. das Rückenmark eines großen Rochen oder Haies, das Rückenmark von Struthio, mindestens so stark ist wie das eines Kindes, trotzdem das letztere sehr viele Bahnen aus dem Großhirn enthält, die jenen fehlen.

Die Form wechselt da, wo besonders große Areale zu innervieren sind. An solchen Stellen schwillt das Rückenmark durch Zunahme des Eigenapparates und dessen innerer Verbindungen an. Sehr schön zeigen das Schnitte durch das Rückenmark der Schildkröten, weil hier der mächtigen Innervation der Extremitäten nur eine geringe für die schildbedeckten Rumpfteile entspricht. Ebenso tritt die Ursache der Rückenmarkanschwellungen gut hervor, wenn man das Mark von Struthio in dessen Körper richtig einzeichnet. Der kleinen Intumescentia cervicalis für die Flügelstummel steht die mächtige Intumescentia lumbalis gegenüber, welche durch die Innervation der Beine bedingt ist. Fig. 15 und 38.

Auch spezielle Anordnungen des Eigenapparates, welche durch die Lebensweise des Tieres bedingt sind, können Vergrößerungen und damit Veränderungen der äußeren Form hervorrufen. So findet man bei Trigla, die sich ihrer Seitenfloßen kräftig zum Laufen bedient enorme Hypertrophieen der für jene bestimmten motorischen und sensorischen Abschnitte, Hypertrophieen, welche an der Außenseite sich durch eine Reihe aufeinander folgender Anschwellungen ausdrücken, die fast so groß sind, wie die davor liegenden Hirnteile (Fig. 14). Auch an dem (Fig. 15) abgebildeten

Straußmark sind die Kerne der Beinmuskeln von außen schon sichtbar.

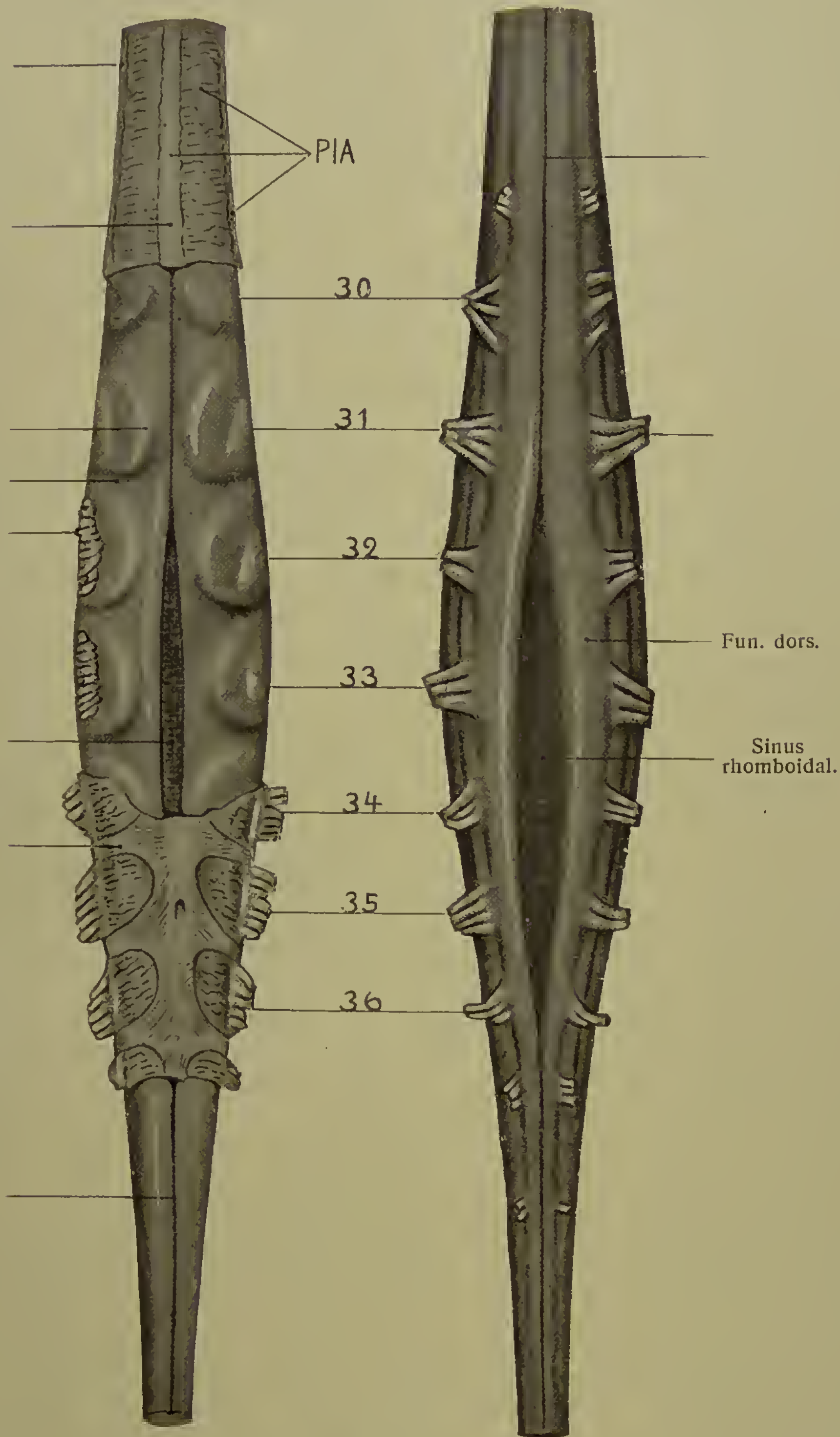


Fig. 15.

Ventral- und Dorsalansicht des Lendenmarkes von Struthio camelus, nach Streeter.

Eines merkwürdigen Verhältnisses, welches bei den Vögeln existiert, ist noch zu gedenken. Dort schiebt sich nämlich im Lendenmarke eine aus Stützgewebe bestehende Masse so zwischen die Dorsal-

stränge ein, daß diese auseinander gedrängt werden, so weit, daß man früher eine wirkliche lumbale Erweiterung des Zentralkanales, einen Sinus rhomboidalis, glaubte annehmen zu dürfen. Der Zentralkanal bleibt aber uneröffnet.

Wollen Sie an Fig. 15, welche diesen Spalt vom Strauße demonstriert, auch bemerken, wie die mächtigen Kerne für die Beine an der Ventralseite zu einer segmentären Reihe von Hervorragungen geführt haben.

Irgend ein Schnitt durch das Rückenmark eines Tieres lehrt sofort, daß es von einem zentralen epithelumkränzten Hohlraum durchzogen wird, dem Canalis centralis.

Dieser ist von Epithelzellen ausgekleidet, deren lange Schwänze bei allen Fischen, Amphibien und Reptilien die ganze Dicke des Rückenmarkes peripherwärts durchziehen und durch eine ganz an der Rückenmarksperipherie liegende Aufzweigung zu dem Stützapparat wesentlich beitragen. Die dem Lumen zugekehrte freie Oberfläche scheint in dieses Etwas abzusondern. Fast niemals findet man den Hohlraum ganz leer, und oft kann man sich überzeugen, daß die gerinnselartigen Bildungen, welche ihn erfüllen (Reissner'scher Faden der Fische) durch feine Fäden mit der Epitheloberfläche zusammenhängen. Der erwähnte Inhalt erinnert durch sein färberisches Verhalten an Myelintropfen und Fett, schwärzt sich auch oft mit Überosmiumsäure. Auch abgestoßene Teile von Epithelzellen sind beigemischt.

Die graue Substanz, welche den Zentralkanal umgibt, enthält also den End- und Ursprungsapparat der peripheren Nerven, dazu noch zahllose Eigenbahnen. Sie wird von einem feinen Fibrillenapparat erfüllt, der aus der Aufsplitterung anlangender Bahnen stammt. Ihre Zellen, die Ganglienzellen haben histologisch im ersten Bande Darstellung gefunden. Hier sei nur erwähnt, daß bei den Amphibien die Ganglienzellen vielfach gewissermaßen noch im Neuroblastenstadium sich befinden, mindestens bei den geschwänzten Arten, die Batrachier haben schon mehr typische Zellformen.

Schon das sehr einfach scheinende Rückenmark der Myxine ist so überaus kompliziert in der grauen Substanz, daß keine einzige Faser mit Sicherheit zu verfolgen ist. Fig. 13 gibt ein Bild von einem Präparate mit Fibrillenfärbung.

Zuführende Bahnen erhält das Rückenmark aus den Spinalganglien und aus den Ganglien des Sympathicus. Sie treten als Dorsalwurzeln an der dorsolateralen Seite ein (Fig. 16 links oben), teilen sich in auf- und absteigende Äste, geben auch Kollateralen in Menge ab, die sich dann im Grau aufzweigen. Dieses Auf- und Absteigen erfolgt in der dorsalsten Rückenmark-Zone, und wo recht viele derartige Bahnen vorhanden sind, erkennt man daselbst ganze Stränge längs gerichteter Bahnen, die Hinterstränge.

Nach einem längeren oder kürzeren Verlaufe, welcher zumeist in den Hintersträngen, bei den niederen Vertebraten aber auch in mehr lateral liegenden Bahnen (s. u.) erfolgt, münden die Hinterwurzelfasern in die graue Substanz ein. Man kann erkennen, daß sie dann zu feinen Endpinseln auseinander fahren und sich so an ein enges Faserwerk anschließen, welches den ganzen dorsalen Abschnitt der grauen Substanz erfüllt. Wahrscheinlich treten sie da in Kontakt mit den Ausläufern kleiner Zellen.

Degenerationsversuche an Säugern haben bewiesen, daß die Hinterstränge dadurch zustande kommen, daß immer die eintretende



Fig. 16.
Unteres Halsmark einer Schildkröte. Emys lutaria.

Wurzel mit ihrem aszendierenden Äste die bereits vorhandenen, kaudaler eingetretenen aufsteigenden Äste medialwärts drängt. Dieses wahrscheinlich auch bei den anderen Vertebraten vorhandene Verhältnis wird leicht durch Betrachtung von Fig. 17 klar.

Aber es gelangt bei allen Vertebraten ein Teil der Fasern der Dorsalstränge, also die Fortsetzungen der Hinterwurzeln, bis hinauf an das frontale Rückenmarksende, um erst dort in großen Kernen, Nuclei funiculi dorsalis, die man dem verlängerten Marke zurechnet, zu enden. Bei den Vögeln tauchen schon im Bereiche des Rückenmarkes so viele Fasern der Dorsalstränge in die graue Substanz, daß oben an der Oblongata nur noch wenige in besondere „Hinterstrangkerne" eintreten. Auch bei anderen Vertebraten bis zu den Cyklostomen hinab lassen sich Zellanhäufungen innerhalb der Hinterstränge nachweisen,

die bereits in weiter kaudalen Ebenen als bei Säugern erscheinen. Beim Frosch kommen sogar im Lumbalabschnitt schon Hinterstrangkerne vor.

Man hat die graue Substanz zerlegt in Vorder- und Hinterhörner. Besser aber wäre der Ausdruck Dorsal- und Ventralsäulen. Denn um wirkliche Säulen, welche sich durch die ganze Längsausdehnung des Rückenmarkes erstrecken, handelt es sich hier. Sie entstehen dorsal durch das Faserwerk, welches die eintretenden Hinterwurzeln erzeugen, ventral durch Ansammlungen von Ganglienzellen, welche den Vorderwurzeln Ursprung geben.

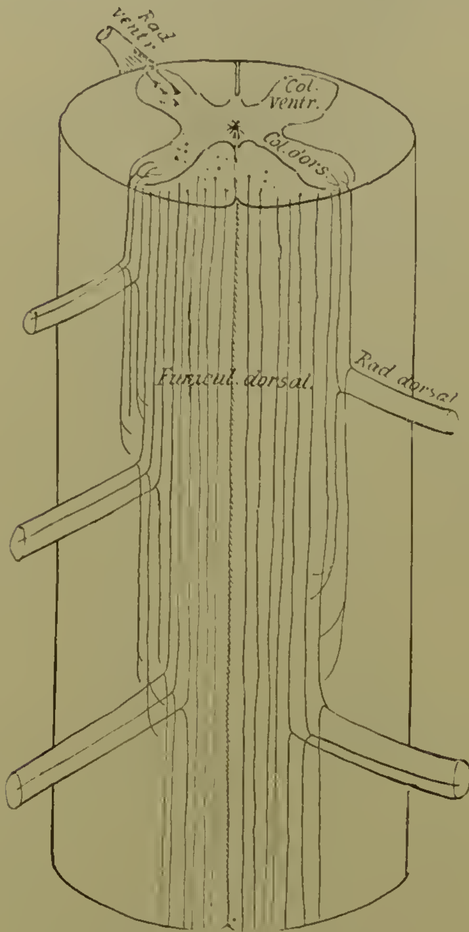


Fig. 17.
Rückenmark von hinten gesehen. Schema zur Erläuterung der Begriffe: Dorsal- und Ventralsäulen und zur Illustration des über die Hinterstränge Gesagten.

Zumeist also gelangen die Hinterwurzelfasern bald nach ihrem Eintritt in das Rückenmark in dessen graue Substanz, zum Teil erreichen sie diese erst nach längerem oder kürzerem Verlaufe in den Hintersträngen. Bei Reptilien und Fischen treten die lateralsten Dorsalwurzelbündel in den dorsalen Teil des Seitenstranges und biegen hier in die Längsrichtung um, ehe sie enden.

Beim Frosche, Fig. 18, lassen sich 3 Abteilungen dorsaler Wurzeln von einander trennen: eine laterale dickfaserige tritt in den lateralen Teil der eigentlichen Dorsalsäule, und in die Seitenstränge, eine mittlere von feinerem Kaliber zieht in den dorsomedialen Abschnitt sowie in die Hinterstrangkerne, welche sich von der grauen Substanz um den Zentralkanal dorsalwärts in die Hinterstränge zungenartig hinein erstrecken, ein feinfaseriger medialer Abschnitt endlich strahlt längs dem Septum dorsale ventralwärts bis zur dorsalen Wand des Zentralkanals aus. Es ist Grund zur Annahme vorhanden, daß sich bei allen Vertebraten diese drei Kategorien von Hinterwurzeln finden und daß sie verschiedene funktionelle Bedeutung besitzen. Wir haben diese prinzipiell wichtigen Verhältnisse bereits in der vorigen Vorlesung kurz kennen gelernt und werden später Gelegenheit finden, noch näher auf sie einzugehen.

Es hat sich herausgestellt, daß ein kleiner Teil der Wurzeln die graue Substanz zwar durchläuft, aber dann hinüberkreuzt, um in dem anderseitigen Hinterhorn gleich zu enden oder erst eine Strecke durch die anderseitigen Hinterstränge hindurchzuziehen, ehe er endet. Diese

gekreuzten sensiblen Bahnen treten in der Commissura dorsalis medullae spinalis auf die andere Seite (Fig. 18). Sie sind bei den verschiedenen Tieren sehr ungleich entwickelt und sogar bei nahestehenden Arten in der Stärke sehr wechselnd. Außerdem ist die Commissura dorsalis in einzelnen Höhen ungleich stark entwickelt. Ihr Faserreichtum hängt von der Stärke der eintretenden Wurzeln und von deren Nähe zur Schnittstelle ab.

Ein gewißer Anteil der Hinterwurzeln verliert sich nicht bald aufsplitternd um die Zellen im Grau, er gelangt vielmehr weiter ventral bis in die Gegend der Vordersäulen. Hier ist wahrscheinlich eine

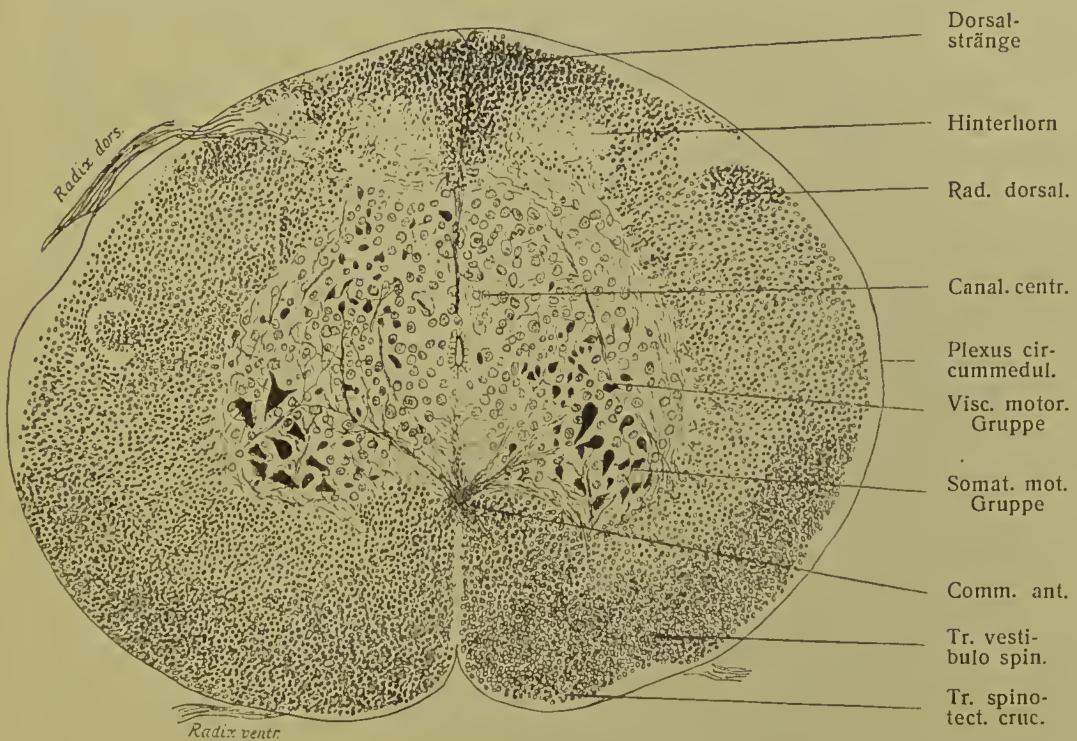


Fig. 18.

Frosch. Lumbalmark.

kurze Reflexbahn gegeben. Ihr untermischt scheinen Bahnen direct aus Vorderhornzellen in hintere Wurzeln, wohl motorische viscerale Züge zu verlaufen. Fig. 21.

Schließlich muß erwähnt werden, daß ein Teil der sensiblen Bahn und zwar der, welcher wahrscheinlich dem mittleren Teile der Hinterwurzeln beim Frosche entspricht, bei den Säugern an Zellen sich anlegt, welche durch ihre Achsenzylinderfortsätze direkt mit dem Kleinhirn in Beziehung stehen. Diese zu langer Säule — Stilling-Clarkesche Säule — geordneten Zellen sind bisher nur für Säuger fest nachgewiesen, doch sind analoge Bildungen bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln deshalb wahrscheinlich, weil diese ganz wie die Säuger jene Kleinhirnbahnen besitzen.

So also ist der Apparat beschaffen, durch den die sensiblen Eindrücke von der Außenwelt dem Zentralorgan zugeführt werden. Ehe wir die Beziehungen verfolgen, die er dort eingeht, sollen die Ursprungsverhältnisse der motorischen Nerven besprochen werden. Die Verhältnisse liegen bei den niederen Vertebraten im wesentlichen ähnlich wie sie im ersten Bande für die Säuger geschildert worden sind. Die motorischen Nerven lassen sich durch die Vorderwurzeln bis in das Rückenmark hinein verfolgen; hier sieht man sie in Verbindung mit großen multipolaren Zellen treten, welche im wesentlichen in den Ventralsäulen liegen. An einzelnen Rückenmarken, bei

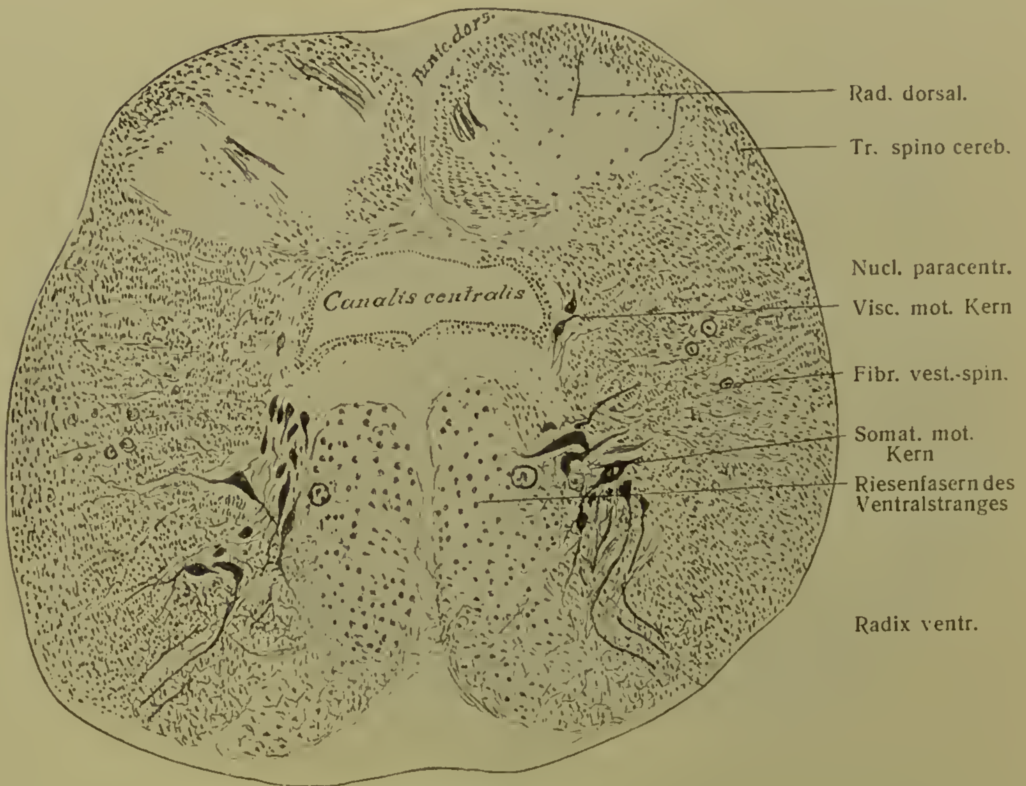


Fig. 19.

Das Rückenmark von Amia calva.

Petromyzon z. B., verlaufen sie erst ein längeres Stück innerhalb des Markes, so daß es nicht möglich ist, sie direkt vom Eintritt aus bis in die Endstätten auf einem Schnitte zu verfolgen. Ein Teil der motorischen Wurzeln kreuzt nahe der grauen Substanz in der Commissura ventralis zu den Ganglienzellen der anderen Seite.

Die Säulen großer Ganglienzellen enthalten die motorischen Nervenkerne für die einzelnen Muskeln. Diese sind zu Gruppen geordnet.

Für das Säugerrückenmark kennt man auch schon die Bedeutung einiger dieser Gruppen. Man weiß z. B., daß die medialst gelegenen Kerne die langen Rückenmuskeln, daß gewisse weiter lateral liegende Zellgruppen im Halsmarke die Daumenmuskulatur mit Nerven versorgen, daß ferner eine

zentrale Gruppe im oberen Halsmarke zur Innervation des Zwerchfells enge Beziehungen besitzt. Das wurde gefunden indem man sorgfältig die Rückenmarke solcher Individuen untersuchte, denen durch Experiment oder Erkrankung die einzelnen Muskeln gelähmt oder entfernt waren, und dann die Veränderungen, welche man im Grau fand, mit anderen verglich, welche ähnliche Entstehung hatten. Wie weit man für den natürlich am besten untersuchten Menschen hier schon gekommen ist, das wurde im ersten Bande mitgeteilt.

Die Zellgruppen bei den niederen Vertebraten sehen in ihrer Anordnung denen bei den gut studierten Säugern so ähnlich, daß man annehmen darf, daß auch hier zusammengehörige Kerne vorliegen.

Fast überall lassen sich ventrale von dorsolateralen, medialen und zentralen Gruppen scheiden. Außerdem gibt es eine inkonstante Gruppe von kleinen Zellen motorischen Charakters in der nächsten Nähe der lateralen Wand des Zentralkanals („Nucleus paracentralis") (Fig. 19), die wahrscheinlich mit der visceralen Muskulatur in Verbindung steht. Sie ist als kleinzellige dorsale Gruppe schon bei Myxine von der großen ventralen Gruppe abzutrennen. Die von ihr ausgehenden Wurzelfasern haben in der Regel einen von den übrigen motorischen Elementen abweichenden Verlauf: Die grauen Vorderhörner senden nämlich nicht alle ihre Fasern in die ventralen Wurzeln. Es ist vielmehr nun für Vertreter der meisten Vertebraten nachgewiesen, daß ein Bündel aus ihnen dorsalwärts zieht und mit den Hinterwurzeln das Mark verläßt. Da mit diesen Wurzeln motorische Elemente wahrscheinlich in den Sympathicus gelangen, welche die glatte Muskulatur beeinflussen, so dürfen wir wohl in den erwähnten Fasern aus den Vorderhörnern die praeganglionären (S. 4) Abschnitte der motorischen Eingeweidenerven und Blutgefäßnerven erblicken.

Die zwei ventralen wesentlich dem motorischen System angehörigen Zellsäulen und die zwei dorsalen Vergrößerungen der grauen Substanz, welche die sensiblen Wurzeln aufnehmen, zusammen bewirken es, daß auf dem Querschnitte das Rückenmark der meisten Wirbeltiere eine graue Figur von der Form eines X enthält, die aus zwei Vorder- und zwei Hinterhörnern zusammengesetzt ist.

Die Entwicklung der Dorsal- und der Ventralsäulen hängt natürlich nur ab von der Menge der Nervenfasern, welche zu ihnen in Beziehung treten. Einige gute Beispiele hierfür geben die Fische ab.

An dem Fig. 13 abgebildeten Schnitte von Myxine sind kaum Hervorragungen der grauen Substanz zur Aufnahme sensibler Nerven abgeschieden. Die von enormen Schleimmassen bedeckte Haut bedarf wohl nicht gleichartiger Innervation wie die anderer Tiere. Bei den Teleostiern werden spezielle Sinnesorgane eines großen Teils der Körperoberfläche nicht von spinalen Nerven, sondern von der Oblongata her durch einen langen Nerven versorgt, die spinalen sensorischen Nerven sind deshalb meist dünn und es ist auch das Hinterhorn, wie Fig. 20 A zeigt, ziemlich klein. Wenn aber, wie etwa bei Trigla, Fig. 20 B,

doch viele sensorische Nerven an einer bestimmten Stelle in das Rückenmark treten, so schwellen da die Hinterhörner sehr an. Die Ventralsäulen, aus welchen die Nerven für die Muskeln stammen, haben eine ganz ungewöhnliche Ausdehnung in dem Rückenmarke des elektrischen Aales, des Gymnotus, gewonnen. Hier enthalten die neben den kleinen für die Muskelnerven bestimmten Zellanhäufungen — zufällig ist an dem Fig. 20C abgebildeten Schnitte keine gut getroffen — noch einen ungeheuren, aus mächtigen rundlichen Ganglienzellen bestehenden Kern, den **Nucleus nervorum electricorum**. Es sind diese Zellen sicher einer Gruppe derjenigen gleichwertig, welche bei den anderen Tieren die Muskulatur versorgen, aber wir wissen ja auch, daß das elektrische Organ des Gymnotus sich in der Anlage und Differenzierung auf umgewandelte Muskelsubstanz zurückführen läßt.

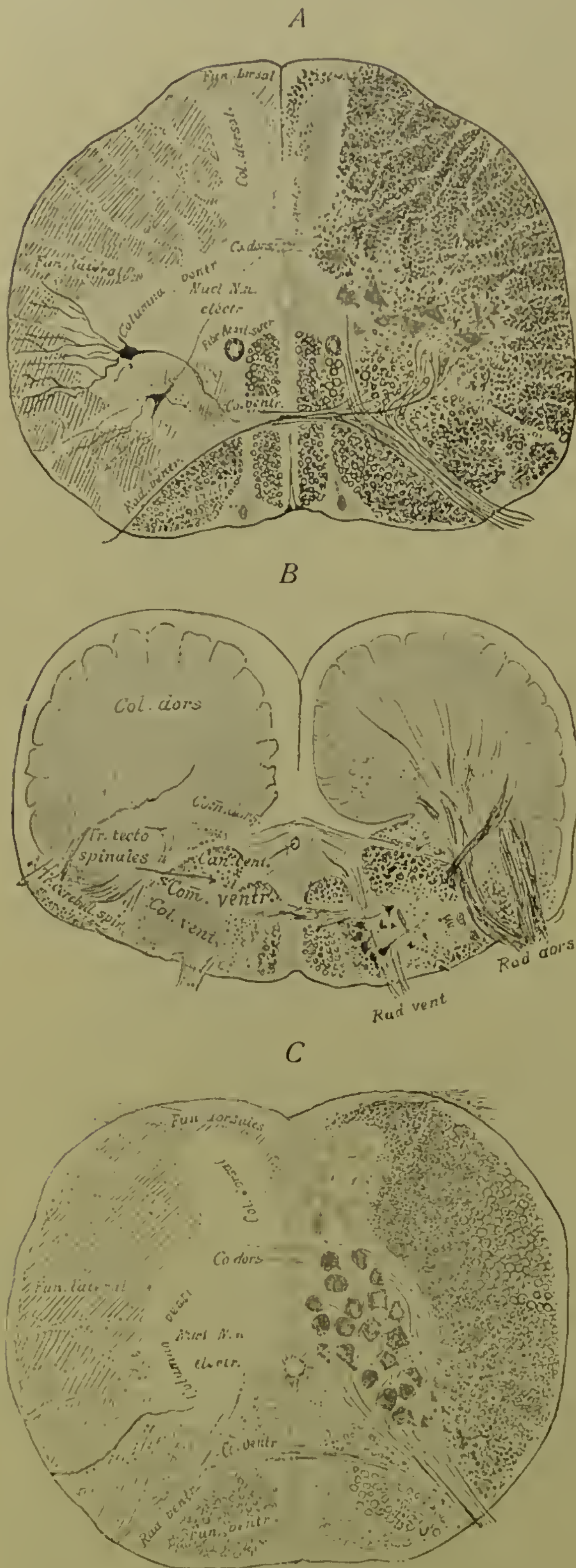


Fig. 20.

Die verschieden starke Entwicklung der grauen Substanz. *A* Rückenmark von Leuciscus; *B* von Trigla; *C* von Gymnotus, letzteres nach einem Präparat von v. Fritsch.

Die zentrale graue Substanz enthält nicht nur die wenigen Elemente, die bisher aufgezählt sind. Zunächst birgt sie zahllose Dendriten und auch Axenzylinderkollateralen aus den Wurzelzellen, so daß ein schier unentwirrbares Flechtwerk in ihr liegt. In dieses Faserwerk treten nun noch, wie bereits erwähnt, von den Hinterwurzeln kommend, mächtige Bahnen ein, welche sich um die Vorderhornzellen verzweigen. Diese

rezeptorischen Elemente, welche so dicht sich an den Ursprung der motorischen Fasern anlegen, wären wohl geeignet, viele kurze Reflexe direkt zu vermitteln (Fig. 21).

Nicht alle Zellen im Rückenmark und auch nicht alle Fasern stehen in direkter Beziehung zu Nervenwurzeln. Es gibt vielmehr eine große Menge von Zellen, welche ihren Neuriten zwar aus der grauen Substanz hinaussenden, sei es auf die gleiche, sei es auf die gekreuzte Seite, nicht aber aus dem Rückenmark. Meist teilt er sich in einen auf- und einen absteigenden Ast. Beide enden dann, nach längerem oder kürzerem Verlaufe wieder einwärts biegend, in der grauen Substanz. Unterwegs schon haben sie zahlreiche Collateralen in jene hineingesandt. Solche Zellen sind geeignet, verschiedene Höhen des Rückenmarkes untereinander zu verknüpfen.

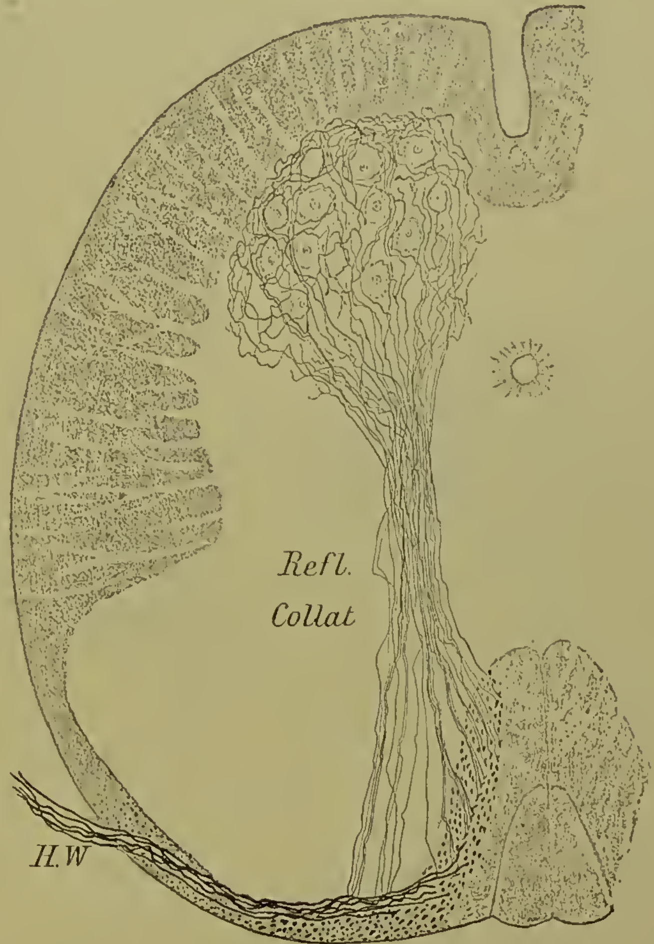


Fig. 21.

Dorsalwurzelfasern zu den Zellen der Ventralsäule, sog. Reflexcollateralen. Vom Rückenmarke der neugeborenen Maus. Nach Lenhosseck.

Diese Assoziationszellen sind bei den Teleostiern und Selachiern weithin über das Rückenmark verbreitet, im zentralen Abschnitt sowohl wie im peripheren, der den Strängen angehört, und auf ihrer Gegenwart beruht zum Teil die diffus netzförmige Ausbreitung der grauen Substanz, die erst bei den Amphibien zu der deutlichen X-Form führt. Am oberen Ende des Rückenmarkes, da, wo die wichtigen Assoziationsfelder für die Atmung usw. liegen, vermehren sich bei allen Vertebraten die erwähnten Zellen und hier findet man dann überall seitlich von dem X der grauen Substanz eine netzförmige zellreiche Anordnung, ähnlich wie sie bei den Fischen (s. Fig. 30) fast überall vorhanden ist.

Die Bahnen aus den Assoziationszellen, welche gleichseitig bleiben, bilden in der Peripherie der Seitenstränge manchmal förmliche Faserbündel, meist aber laufen sie mehr oder weniger zerstreut. Die

kreuzenden Fasern — man hat ihre Ursprungszellen speziell als Commissurzellen bezeichnet — kreuzen fast alle ganz ventral von der grauen Substanz, mitten zwischen den Vorderhörnern in der Decussatio ventralis (Commiss. ant. Autt.) des Rückenmarkes. An eben der gleichen Stelle liegen übrigens noch andere Kreuzungsfasern, z. B. solche aus Vorderwurzeln zu den Zellen der gekreuzten Vorderhörner, und zentralere Bahnen. Bei den Knochenfischen und zum Teil auch bei den Selachiern sind die einzelnen Elemente der Commissura ventralis so weit getrennt, daß man oft ganz deutlich zwei übereinander liegende Commissuren erkennt (Fig. 30). Bei einigen Teleostiern

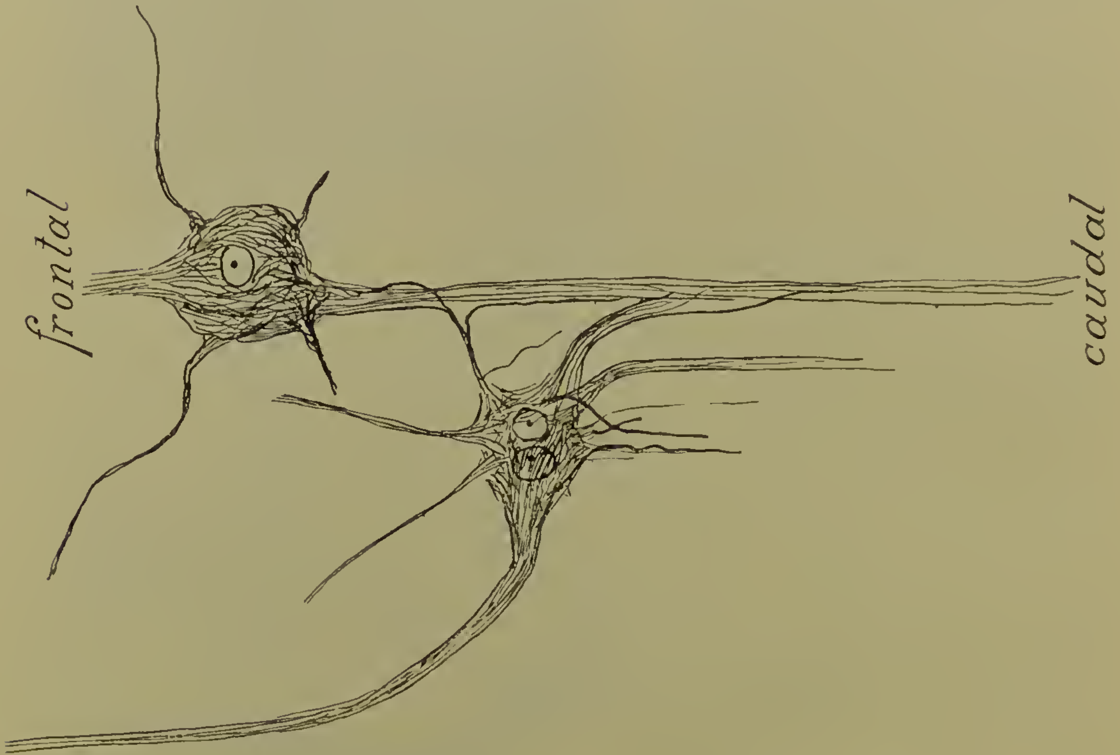


Fig. 22.
Sagittalschnitt aus dem Rückenmarke von Petromyzon fluv. Fibrillenimprägnation. Zwei durch Fasern associierte Zellen.

(z. B. Exocoetus) verschmelzen ventral von der Commissura ventralis die Ventralsäulen miteinander und bilden so eine Commissur der Ventralsäulen.

Wahrscheinlich das gleiche Prinzip der Assoziationsmöglichkeit wird noch durch einige andersartige Apparate ermöglicht. So findet man bei Amphioxus, bei Myxine und bei Petromyzon riesige Ganglienzellen im zentralen Grau, die ihre Dendriten fast über die ganze Breite des Rückenmarkes erstrecken, und andere, deren Axenzylinder und Dendriten sehr lange Stücke gleichseitig verbinden, aber auch sich selbst untereinander umschlingend vereinen. Fig. 22.

Bei den Cyclostomen, den Fischen, Amphibien und Reptilien gehen überhaupt sehr viele Dendriten bis hinaus an die Rückenmarks-

peripherie, Fig. 23 A links. Dort bilden sie untereinander verflechtend einen eigenartigen Plexus perimedullaris markloser Fibrillen, in den dann wieder Zellen unbekannter Bedeutung mit verzweigten Fortsätzen eingelagert sind. Dieser Plexus verbreitert sich bei Selachiern am ventralen und dorsalen Rande. Reste der ventralen Anschwellung dieses unentwirrbaren Netzwerkes von Zellen und Dendritenzweigen erhalten sich bei Vögeln in Form eines den lateralsten Ventralwurzeln angelagerten zellreichen Feldes, das mit den Hüllen des Rückenmarkes fest verwächst. Hoffmann-Köllikersche Kerne (Fig. 36 rechts außen).

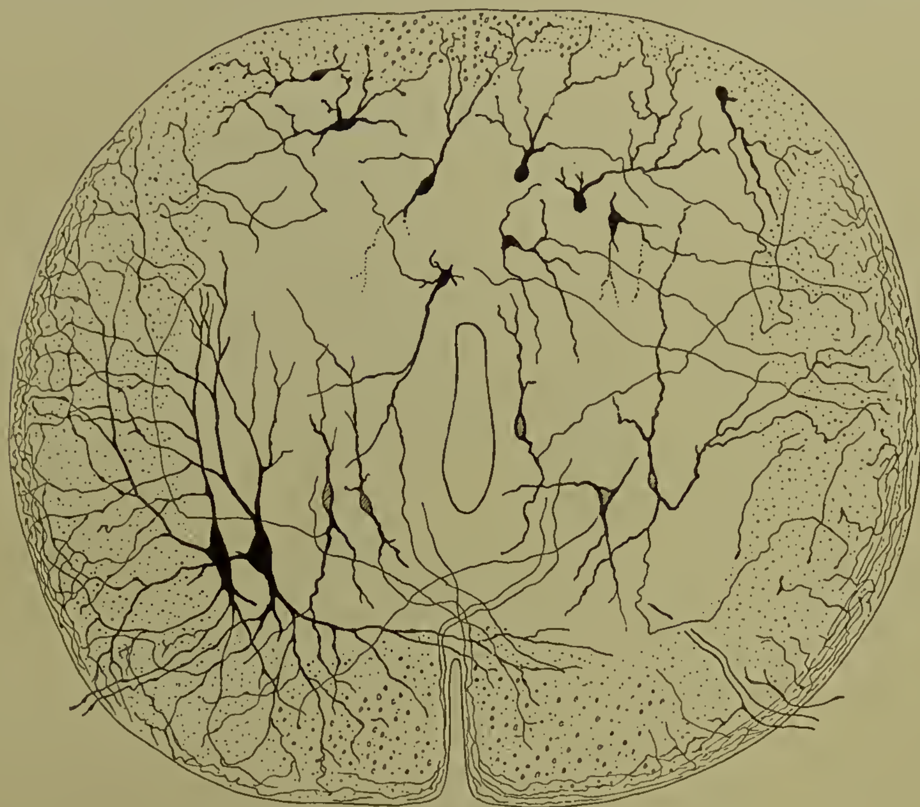


Fig. 23.
Frosch, Plexus perimedullaris, nach S. Ramon y Cajal.

Gehören diese Kerne nun auch wahrscheinlich zu dem Associatlonsapparat, so ist es doch möglich, daß mindestens ihre Zellen andere, vielleicht motorische Bedeutung haben. Wir wissen, daß bei Säugern bis weithin in die Vorderwurzeln einzelne Ganglienzellen eingelagert sind.

Am oberen Ende des Rückenmarkes kompliziert sich der Eigenapparat einmal durch die Vermehrung der Assoziationszellen und Fasern, dann aber auch durch das Zutreten von Hirnnervenwurzeln.

Sie wissen, daß alle dorsalen Wurzeln des Rückenmarkes absteigende Äste kaudalwärts senden. Während diese gegenüber den aufsteigenden und den im Dorsalhorn in der Höhe des Eintritts endigenden zurücktreten, finden wir bei den sensiblen Nerven der

Oblongata gerade das umgekehrte Verhältnis. Die absteigenden Wurzeläste des fünften, achten und zehnten Hirnnerven lassen sich mehr oder weniger weit bei vielen Vertebraten in das Rückenmark hinab verfolgen, während die aufsteigenden nach kurzem Verlauf ihr Ende finden. So kommt es, daß wir im obersten Halsmark zwischen der Dorsalhornspitze und den eintretenden Wurzeln frontalster Spinalnerven eine Anzahl grober Faserquerschnitte antreffen, die sich bei weiterer Verfolgung als absteigende Wurzelfasern des sensiblen Trigeminus erweisen. Medial von ihnen, eingelagert zwischen aufsteigenden Cervical- und Lumbosacralwurzeln, sehen wir (beim Frosch degenerativ zu verfolgen) etwas feinere Markfaserstränge vom

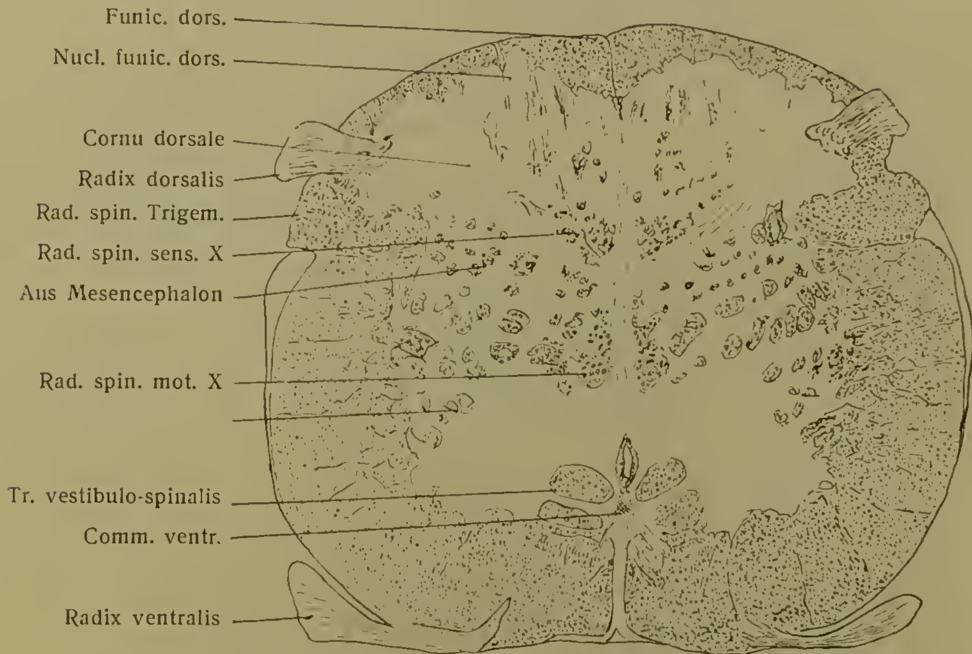


Fig. 24.
Torpedo marmorata, Halsmark.

Nervus octavus her herabziehend. Bei den meisten Vertebraten endigen sie bereits weiter frontal als die Quintuswurzeln, die beim Frosch ebenfalls weit hinab bis in das Dorsalmark hinein sichtbar bleiben. Eine dritte Gruppe feinster Faserquerschnitte liegt nahe an der dorsalen Wand des Zentralkanals und endigt teils auf der gleichen, teils auf der gekreuzten Seite mitten in einem großen eigenen Commissurenkerne. Das sind absteigende Wurzelfasern des sensiblen Vagus, die nur beim Frosche, degenerativ nachgewiesen, noch bis an das dritte Spinalsegment hinabreichen, bei den übrigen Vertebraten, soweit sie (experimentell oder pathologisch degeneriert) untersucht worden sind, schon am frontalen Pole des Rückenmarkes endigen.

Diese drei Nerven haben sehr verschiedene physiologische Dignität, ja sie sind von ganz verschiedener Art, denn während der Trige-

minus somatisch sensibler Nerv ist, weil er die Kopfhaut mit Empfindungsfasern versieht, hat der Vagus in seinen absteigenden Wurzeln wesentlich Elemente visceral sensibler Natur, solche, die die Eingeweide versorgen, und im Octavus haben wir Bahnen für Tonus und Statik.

Jede dieser verschiedenen Faserkategorieen endet in einem eigenen Felde der grauen Substanz. Die spinale Quintuswurzel strahlt vorwiegend in die lateralen Teile der Dorsalsäule aus, die spinale Octavuswurzel hauptsächlich in mediale und dorsomediale Teile sowie weiter frontal in dorsale Vorsprünge des zentralen Grau, die in die Hinterstränge mehr oder weniger weit hineinragen, die spinale Vagus-



Fig. 25.

Taube. Degeneration der 3. Cervicalwurzel. Lagebeziehungen zur absteigenden Trigeminuswurzel.

wurzel endlich läßt sich in die dorsolaterale Wand des Zentralkanals verfolgen, welche gleichzeitig die ventromediale Ecke des Dorsalhorns bildet.

Fig. 24 zeigt diese bulbären Nerven bei einem Rochen und Fig. 25 gibt ein Bild von der Degeneration des dritten Cervicalnerven bei einer Taube, der jener Nerv durchschnitten war. Man sieht, wie seine Anteile der hier an der Hinterhornspitze absteigenden Trigeminuswurzel eng anliegen.

Am frontalen Ende des Rückenmarkes sind also, dank den absteigenden Hirnnervenwurzeln, die einzelnen Abteilungen, welche die sogenannten sensiblen Wurzeln zusammensetzen und ihr Endgebiet ziemlich deutlich. Im übrigen Teile sind die Grenzen schon deshalb durchaus verwischt, weil nicht wie cranial mächtige Einzelnerven, son-

dern immer nur kleine Wurzelanteile für jede Faserkategorie einstrahlen. Was etwa an viscerosensiblen Teilen in einer Einzelwurzel enthalten sein mag, das kommt an Menge in gar keinen Vergleich mit der mächtigen, rein viscerosensiblen Vagusbahn. Immerhin weist der anläßlich der Beschreibung des Froschrückenmarkes S. 34 erwähnte Umstand, daß die drei Anteile der dorsalen Wurzeln dort in drei ganz verschiedenen Teilen der grauen Substanz enden, darauf hin, daß auch hier die gleichen Unterschiede für die Faserqualitäten obwalten, daß auch die Spinalnerven somatische und viscerosensible Elemente enthalten. Für die niederen Vertebraten ist die physiologische Bedeutung der Spinalnerven noch wenig bekannt. Es gestatten aber in der Tat unsere Kenntnisse von dem besser auch degenerativ studierten Säugermarke die Annahme, daß der laterale Teil der Wurzeln, derselbe, welcher wie die Trigeminuswurzel endet, in der Tat der Hautsensibilität dient, daß also ihr Endgebiet, der laterale Abschnitt der Dorsalsäule somatisch sensorischer Endkern ist. Wir wissen ferner, daß die medialsten Fasern, welche oben in den Hinterstrangkernen enden, wesentlich der Innervation der Muskel- und Gelenksensibilität dienen, und daß die zwischen beiden in die Clarkesche Säule einstrahlenden Fasern irgendwie der vom Kleinhirn regulierten Statik dienen, denn die zu der Clarkeschen Säule gehenden Fasern der Wurzeln finden von hier indirekte Fortsetzung in das Cerebellum. Ebenso wissen wir, daß dem Dorsalhorn des Rückenmarkes aus dem Sympathicus rezeptorische Fasern, also visceral sensible Fasern, zufließen.

Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß die motorischen Wurzeln keineswegs gleichartige sind, daß vielmehr aus den Zellen der Vordersäule nur motorische Fasern für die Körpermuskulatur — somatisch motorische Fasern — stammen und daß kleinere Zellen des Seitenhorns Axenzylinder entlassen, welche, zum Teil in den Sympathicus geratend, dessen motorischen Anteil — visceral motorische Fasern — darstellen.

Die ganze Einteilung physiologischer Art, welche hier vorgetragen wurde, ist im Rückenmark erst erkannt, nachdem man die grauen Säulen bis in die Oblongata verfolgt hatte. Und für die Einteilung der Oblongata ist sie denn auch von gewissem heuristischen Werte geworden. Es soll aber hier schon vorgehoben werden, daß bei dem außerordentlich feinen Faserwerk, welches das ganze zentrale Grau erfüllt an eine scharfe Scheidung weder am Rückenmarke noch auch in der Oblongata heute schon zu denken ist.

Fünfte Vorlesung.

Der Eigenapparat des Rückenmarkes (Fortsetzung).

Wir haben in der vorigen Vorlesung den Eigenapparat kennen gelernt, ein in sich geschlossenes, zahlreicher, zweckmäßiger Verrichtungen fähiges System. Ganz isoliert existiert der Spinalapparat nirgendwo. Überall in der Tierreihe ist ihm noch ein anderer mehr oder weniger complicierter Mechanismus superponiert.

Das prinzipiell Wichtigste, das von ihm mitgeteilt werden konnte, ist, daß die Zuleitungen durch die Dorsalwurzeln nach längerem oder kürzerem Verlaufe in den Strängen in die graue Substanz gelangen, wo sie sich aufsplittern, daß auch einzelne Teile direkt dahin ziehen. Die Dorsalstränge sind im wesentlichen Fortsetzungen von Hinterwurzelfasern. Dann, daß die Ventralwurzeln aus Zellen der ventralen Abteilung des zentralen Graues entspringen und schließlich, daß im Rückenmarke Apparate gegeben sind, welche in mannigfacher Weise geordnet, sehr wohl geeignet sind einzelne Höhen unter einander direkt und gekreuzt zu verknüpfen. Die Ergebnisse der Experimente an geköpften Tieren weisen darauf hin, daß dieser Gesamtapparat sehr wohl einer großen Reihe gut geordneter Eigenhandlungen fähig ist — Lauf, Flug, Schlängeln, Schwimmen, ferner, daß diese segmentär vertreten sind —, ein Schlangen- ein Aalstück führt geordnete Bewegungen aus, der Umklammerungsreflex des Frosches läßt sich erhalten, wenn alles zerstört ist bis auf die Mechanismen im Halsmark zur Rezeption von der Brusthaut her und zur Aktion durch die Arme; ein Ring aus dem Frosche geschnitten, der diese Teile enthält genügt, den ganzen Reflex zu erhalten.

Ein fast reines Spinaltier ist vielleicht Amphioxus. Jedenfalls ist das, was frontal von dem Ursprungsapparat der Nerven liegt, hier minimal und auch physiologisch hat man bisher keine Differenzen im Verhalten der rostralen und caudalen Partie eines quergetrennten Tieres gefunden.

Das Zentralnervensystem des Amphioxus gruppiert sich um einen durch seine ganze Dicke gehenden Spalt, der vorn durch eine dünne Epithelplatte abgeschlossen ist. In dieser liegen mehrere pigmenthaltige Zellen, der Augenfleck. Dorsal von ihm ist sie zu dem Recessus neuroparicus ausgezogen, der sich in eine Grube der dorsalen Haut öffnet. Im Frontalabschnitt ist der Ventrikel nicht so hoch als im übrigen Körper. Ehe er in den eigentlichen Rückenmarkventrikel übergeht, senkt er sich in eine kleine Grube — Kupffer's Flimmergrube. Dorsal ist er hier und noch weithin nach hinten durch eine Menge großer Zellen bisher völlig unbekannter Bedeutung abgeschlossen. Sonst ist auf die ganze Länge des Tieres der Ventrikel von hohen Epithel-

zellen ausgekleidet, zwischen die sich Stiftzellen und auch andere eigenartige Ganglienzellen mischen. Fig. 26 u. 27.

Die Nervenwurzeln treten alternierend derart an das Mark, daß Dorsalwurzeln immer in anderen Ebenen als ventrale eintreten. Außerdem verlaufen intramedullär alle Wurzeln eine kurze oder längere Strecke, ehe sie sich in den centralen Zellen verlieren. Die Dorsalwurzeln stammen aus Zellen, die nicht wie bei den anderen Vertebraten in der Peripherie zu Spinalganglien vereint sind, sondern zumeist im Rückenmarke selbst oder auch im Laufe des sensiblen Nerven liegen — Retzius, Johnston. Jede dieser Zellen hat dann noch einen in den Faserfilz des Rückenmarkes gerichteten zentralen Fortsatz, der sich gewöhnlich teilt. Liegen also diese Zellen auch nicht außerhalb des Markes, so gleichen sie doch prinzipiell durchaus den Spinalganglienzellen, aus denen ja ein Fortsatz zur Peripherie als Nerv, der andere zum Rückenmarke als Wurzel zieht. Dieser Wurzelast teilt sich auch in einen auf- und einen absteigenden Ast. Man kann also sagen: Bei Amphioxus liegen die Spinal-

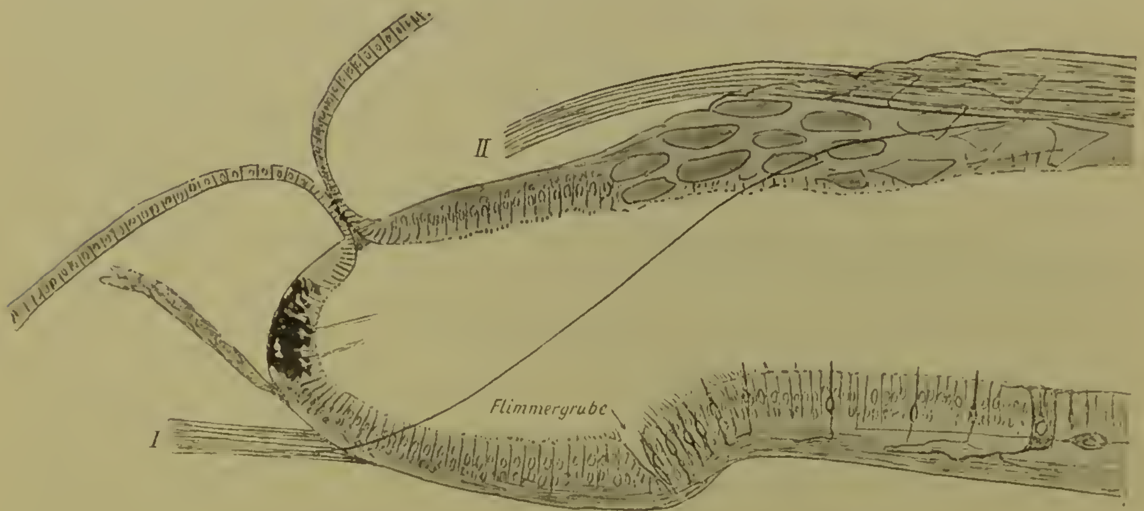


Fig. 26.

Medianer Sagittalschnitt durch den Rostralteil des Amphioxusnervensystems. Kombiniertes Bild.

ganglienzellen im Rückenmarke selbst. Die Ursprungszellen der motorischen Wurzeln sind nicht sicher bekannt. Sie sind wahrscheinlich in großen fibrillenreichen Zellen gegeben, die beiderseits vom zentralen Spalte liegen, aber gelegentlich diesen auch überqueren. Manchmal verbinden — Wolff — zahllose Fibrillen zwei Zellen von rechts und links untereinander, aber von all diesen Gebilden ist die sichere Deutung noch nicht zu geben. Vom 6. Segmente ab kommt in den meisten (oder allen?) Segmenten je eine kolossale Ganglienzelle vor, die den Zentralkanal mit ihrem Körper überquert. Diese Rhode'schen Zellen senden ihren Achsenzylinder alternierend bald in die rechte, bald in die linke Rückenmarkhälfte. Ehe er kreuzt, verläuft er eine Strecke gleichseitig und gibt hier — Retzius — eine Menge Fortsätze in die Umgebung ab. Nach der Kreuzung verlaufen die Achsenzylinder dieser Riesenzellen als sogenannte Kolossalfasern beiderseits kaudalwärts. Die aus den weiter hinten gelegenen Zellen sollen frontalwärts ziehen. Ein Austritt in Nerven ist nie gesehen worden. So ist es am wahrscheinlichsten, daß die Riesenzellen mit ihren Fasern ein langes inneres Assoziationssystem bilden, das die Gesamtbewegungen des Tieres, die durch Reize bedingt werden, welche die einzelnen Segmente treffen, in sich ordnet und

reguliert. Ganz merkwürdige Gebilde gibt es dann noch im ventralen Abschnitte des Markes. Hier liegen in langer Reihe große Zellen, deren dem Zentralkanal zugewandte Seite mit tiefschwarzem Pigmente überzogen ist — Hesse'sche Sehzellen — und schließlich findet man ganz ventral jederseits eine Kolossalfaser, von der nicht feststeht, ob sie überhaupt nervöser Natur ist. S. Fig. 27 unten.

Auf Fig. 26 sieht man, daß einige Epithelzellen des Zentralkanales bei der Silberimprägnation, welche die Grundlage der Abbildung bildet, besonders sich geschwärzt haben und daß aus ihnen lange Fäden in den Nervenbereich ziehen. Das Ganze macht durchaus den Eindruck wie ein Sinnesepithel. Zwischen diesen Zellen kommen dann noch ganz große Ganglienzellen vor, die ihre innere Oberfläche im Zentralkanal selbst plattenartig ausbreiten.

Dieser Eigenapparat wird von zahllosen feinen, absolut marklosen Fasern umgeben, deren Mehrzahl nur vorwärts strebende Dorsal- und Ventralwurzelfasern sind.

Das frontalste Wurzelpaar, der N. terminalis, feine Fäserchen, macht noch innerhalb der frontalen Schlußplatte, dicht unter dem Augenfleck eine Kreuzung durch, ehe es austritt, um dann einen eigenartigen Schlauch zu versorgen, der vor dem Gehirne liegend wohl ein Sinnesapparat ist. Das zweite Wurzelpaar schon entstammt relativ kaudal gelegenen Abschnitten und zieht eine sehr lange Strecke voran, ehe es dicht neben und unter dem Augenflecke austritt. Fig. 26, I.



Fig. 27.
Frontalschnitt durch das Rückenmark des Amphioxus im ersten Viertel des Tieres. Kombinationsbild.

Ist der Eigenapparat des Markes auch im Prinzipe überall gleichartig gebaut, so haben sich in ihm doch hier und dort spezielle für das Leben des Trägers wichtige Apparate entwickelt. Hier und da auch zeigt er Besonderheiten, die auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge zurückzuführen sind, ohne daß wir gerade wissen, warum sie so und nicht anders sich ausgebildet haben. Zu den letzteren gehören die sogenannten Dorsalzellen.

In der 1. Vorlesung haben Sie erfahren, wie der dorsalste Abschnitt des embryonalen Markrohres nach kurzem Verweilen im Verband des Ganzen an dessen laterale Seiten tritt und hier zum Ausgangspunkt der Spinalganglien wird. Diese Wanderung schon läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß gelegentlich auch Elemente der Spinalganglien im Marke selbst verbleiben könnten. Sicher ist das ja, wie bereits erwähnt, der Fall bei Amphioxus, der gar keine Spinalganglien

besitzt, vielmehr die Ursprungszellen der sensiblen Nerven im Inneren seines Markes führt. Aber auch bei Petromyzon bleibt (Freud) ein guter Teil der Spinalganglienzellen in und auf dem Marke liegen, während andere sich zu einem Ganglion ansammeln.

Über dem frontalen Abschnitte des Rückenmarkes vieler Selachierembryonen kommen ebensolche große spinalganglienartige Zellen vor. Sie schwinden später wieder (Beard). Dasselbe wurde auch für viele Teleostier, für Dipnoer und Anuren, ja für Reptilienembryonen gefunden. Aber bei einigen Teleostiern und bei den geschwänzten Amphibien er-

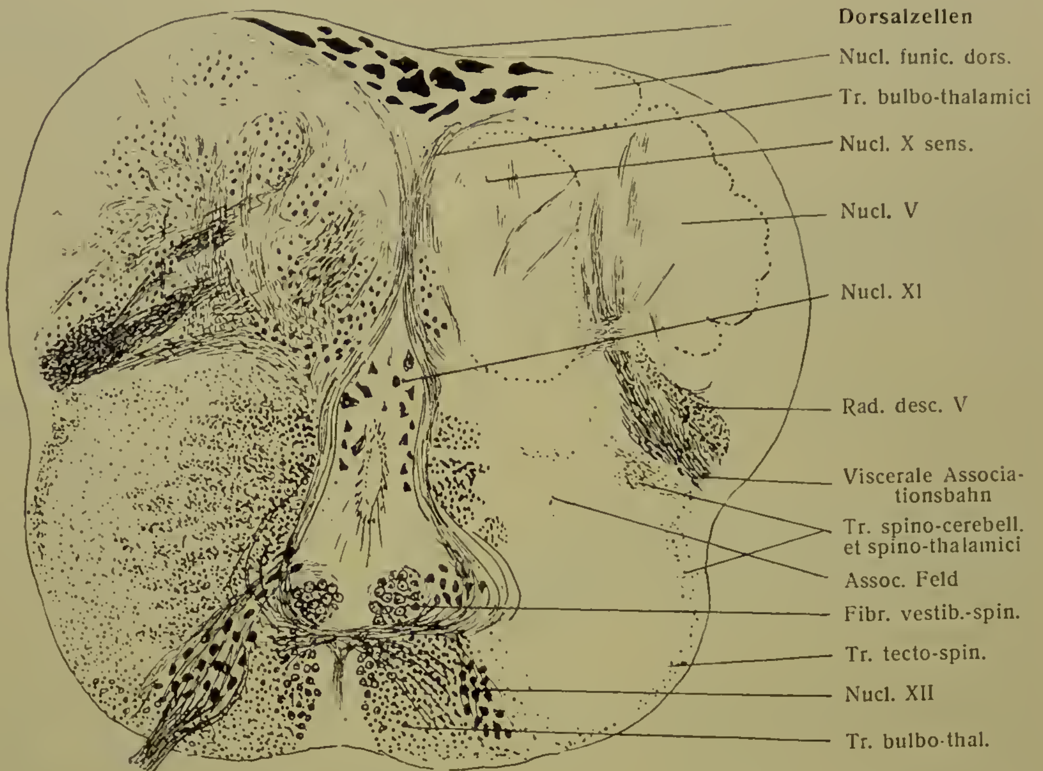


Fig. 28.
Kaudale Oblongata vom Lophius piscatorius.

halten sich die Dorsalzellen durch das ganze Leben. Besonders groß sind sie bei Lophius piscatorius. Der Angelfisch birgt (Fritsch) neben dem frontalsten Halsmark in lockeres Gewebe gebettet eine Anzahl großer Zellen, deren Axenzylinder mit Ästen des Vagus und Trigeminus auf die Körperoberfläche ziehen sollen. Das wären also centrale, im resp. auf dem Zentralorgan liegen gebliebene Ursprungszellen für einzelne Kopfnerven.

Lophius piscatorius, besitzt an seinem großen Kopfe, an den Seitenlinien und Flossen zahllose zierliche blattförmige Anhänge der Haut, welche den träge daliegenden Fisch völlig maskieren, so daß es aussieht, als hätten Florideen und Corallineen einen flachen Stein dicht überwachsen. So liegt das Tier im Schlamme und läßt hoch über sich seine Angel spielen, ein weiches Gebilde, das bald wurmförmig aussieht, bald einem großen Insekte

gleicht. Es ist an einer weit auf den Kopf vorgeschobenen Flosse befestigt, wie der Köder an der Angel. Der ganze hier etwa in Betracht kommende Hautbezirk wird bei den anderen Fischen vom Trigeminus versorgt.

Fritsch hält es für wahrscheinlich, daß die Dorsalzellen den Angelapparat und die Anhanggebilde versorgen, Tagliani bestreitet das. Ich habe ihre Axenzylinder nie weit verfolgt. Auch fand ich die ganze Ansammlung über der kaudalen Oblongata und nicht über dem Rückenmarke.

Die Dorsalzellen bei Lophius sind so groß, daß sie, wie übrigens fast alle sehr großen Ganglienzellen, eigener Capillarschlingen zu ihrer Ernährung bedürfen, die von überall her in sie eindringen.

Die Dorsalzzellen sind viel untersucht worden, ohne daß man bis heute ihre Bedeutung sicher erkannt hätte. Studniczka hält den ganzen Apparat für motorisch, weil er bei Embryonen die Axenzylinder bis in Myotome verfolgen konnte. Es haben aber nun mehrere Autoren bei Teleostiern mindestens einen Teil frontalwärts bis in den Vagus und den Trigeminus verfolgt. Die Endigung der vielen kaudal in das Rückenmark ziehenden Axenzylinder ist aber noch ganz unbekannt. Da sie vielfach aus Teilungen eines einzelnen Axenzylinders hervorgehen sollen, so ist es mir am wahrscheinlichsten, daß der Frontalast ein echter peripherer Nerv, der kaudale aber eine in das Rückenmark tretende Wurzel ist, ganz in Analogie mit dem Verhalten anderer sensibler Wurzeln.

Spezialapparate auf motorischem Gebiete sind auch die Kerne der elektrischen Nerven, Bei Gymnotus und bei Malapterurus entspringen diese Nerven aus dem Rückenmarke, bei den Rochen aus der Oblongata. Die letzteren haben wir später zu betrachten. Die Ursprungsverhältnisse sind im wesentlichen durch Fritsch aufgedeckt worden.

Malapterurus besitzt im Anfangsteil des Rückenmarkes zwei ungeheure Nervenzellen, deren massenhafte Fortsätze nach allen Seiten ziehen. Nur da, wo der Axenzylinder abgeht, vereinen sie sich zu einer geflechtartigen Masse. Der Axenzylinder ist dicker als der aller anderen Nerven. Er teilt sich wohl, denn zunächst ist er absolut unzureichend, um die ganze Fasermenge zu decken, welche der mit dem Ramus lateralis vagi austretende Nerv bald nach seinem Austritte zeigt. Hier umgibt er sich zunächst mit einer ungeheuren Scheide, die aus wechselnden Lagen von Bindegewebe und Marksubstanz besteht und im Querschnitte ganz auffällig an unsere Starkstromkabel erinnert, die wir bekanntlich auch am besten mit Öllagen sichern. Noch auffallender wird weiter die Ähnlichkeit an den Stellen, wo der Nerv sich in der Peripherie teilt. Indem er sich verzweigt, nimmt auffallenderweise die Axenzylindermasse ständig zu. Der offenbar wie ein motorischer Nerv entspringende Nerv soll ein aus dem Hautsystem stammendes Organ versorgen. Bei Gymnotus, von dem Fig. 20 ein Schnitt abgebildet ist, liegen die Ursprungszellen des elektrischen Nerven im Schwanzteile des Rückenmarkes und entsenden den Nerven als Ventralwurzel. Ebenso ist es bei Mormyrus, wo Fritsch außerdem mit Sicherheit nachgewiesen hat, daß die Riesenganglienzellen, welche die ganze graue Substanz erfüllen, unter sich durch dicke Zellbrücken zusammenhängen. Hier

bilden die mächtigen elektrischen Nerven noch ein partielles Chiasma. Es kreuzt dabei nur ein Teil der bereits ausgetretenen Nerven auf die andere Seite. Bei den zwei letztgenannten Tieren entstammt, ganz wie bei den Torpedineen, das elektrische Organ Muskelanlagen.

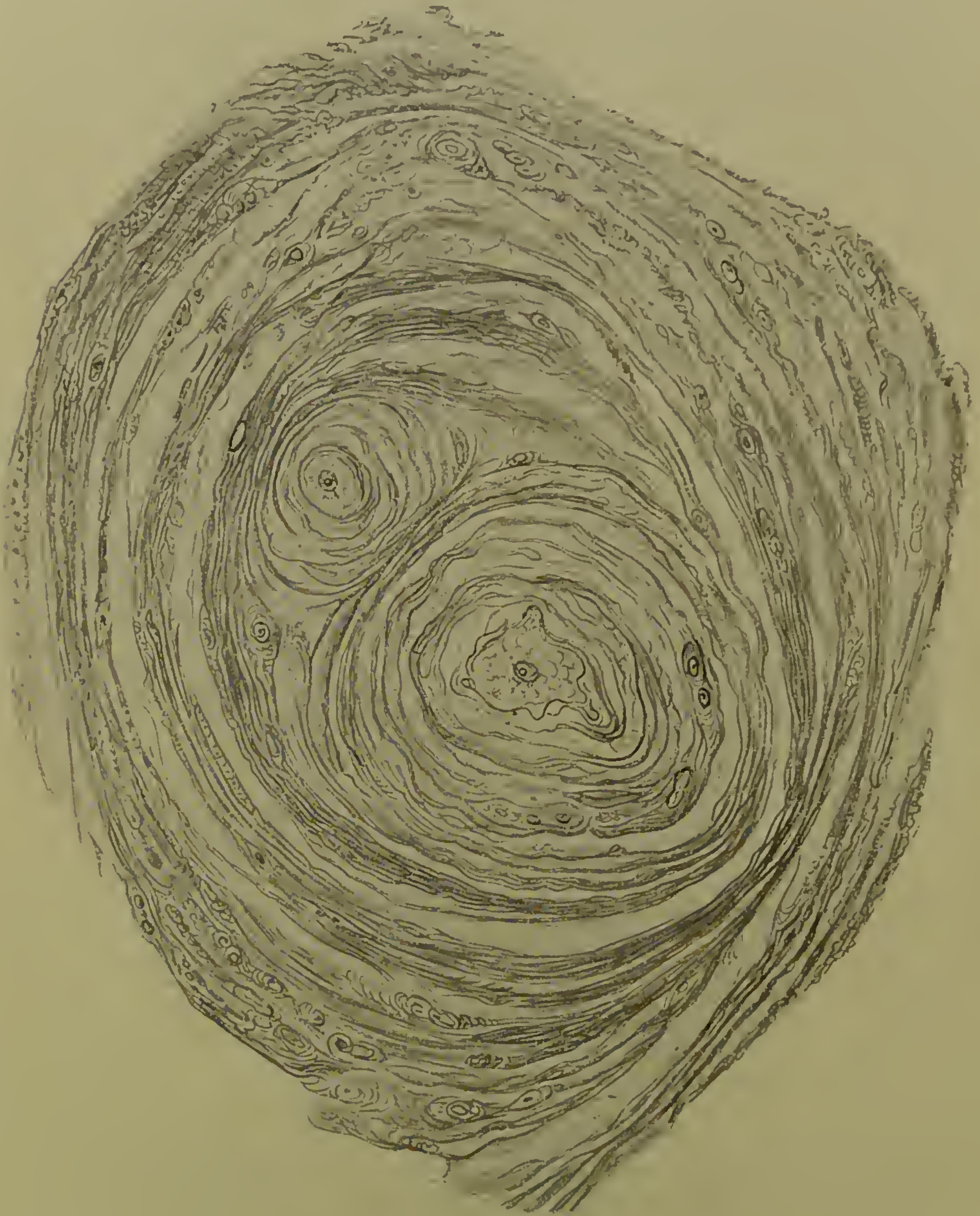


Fig. 29.

Schnitt durch den elektrischen Nerven von Malapterurus nach Fritsch.

Ein eigenartiges Rückenmark bietet Orthagoriscus. Die große Körpermasse wird hier von einem auffallend kurzen Organe versorgt, das kaum über die Schädelhöhle hinausragt. Aber da es alle Elemente, die zur Innervation nötig sind, enthalten muß, bietet es im Inneren sehr merkwürdige Verhältnisse. Es ist nämlich die graue Substanz, der Eigenapparat, ganz enorm dorsal und ventral entwickelt, so sehr, daß er fast überall die Peripherie erreicht, und es sind die Ganglienzellen der Ventralhörner sehr groß. Der

Verbindungsapparat ist natürlich in diesem kurzen Marke nur ganz klein und demgemäß sieht man nur Teile von Vorder- und von Seitensträngen, während die Hinterstränge und die überall zerstreuten Assoziationsbahnen auf ein Minimum reduziert sind. Von Hintersträngen im Sinne der Lage kann man nicht einmal sprechen, denn was an aufsteigenden Dorsalwurzeln vorhanden ist, liegt von den hypertrophen Hinterhörnern ventral verdrängt, dicht an den Seitensträngen. Die Dorsalwurzeln treten auch nicht wie bei anderen Vertebraten dorsal ein, sondern sie senken sich — eben durch jene Massen verschoben — in die seitlichen Teile des Markes, um dann dorsalwärts zu dringen. B. Haller. Über dem vorderen Drittel des Markes liegen Dorsalzellen.

Der Leitungsapparat.

Der Mechanismus des Eigenapparates wird bei allen Cranioten durch Bahnen mit frontaleren Zentren verbunden. Es scheint, daß sie alle zu- und ableitend sind, daß also innere Reflexe auf ihnen sich abspielen können.

Die Fasern, welche diesen Zwecken dienen, sind natürlich im wesentlichen Längsbahnen. Bei den Cyclostomen verlaufen sie noch mit der zentralen grauen Substanz zu gutem Teile vermischt und auch bei den Fischen liegen ihrer noch viele innerhalb der grauen Substanz, aber schon bei den érstgenannten Tieren ordnet sich die Mehrzahl in der Peripherie der grauen Substanz zu geschlossenen Strängen, und diese Absonderung wird aufwärts in der Tierreihe immer präziser. Da die Längsbahnen zumeist Markscheiden besitzen, erscheinen die Stränge als ein peripherer weißer Markmantel um die Xform der grauen Substanz. Die Hohlräume dieses X ausfüllend bilden sie Dorsal- und Ventralstränge sowie beiderseits die Lateralstränge.

Die Dorsal- oder Hinterstränge enthalten, wie bereits mitgeteilt wurde. im wesentlichen nur auf- und absteigende echte Wurzelbahnen. Sie, sowohl wie alle anderen sind dann zunächst der grauen Substanz noch erfüllt von den Assoziationsfasern aus den Kommissurenzellen, die zum Teil auf weite Strecken hin verlaufen. Die Verbindungen des Rückenmarkes mit frontaleren Zentren verlaufen im wesentlichen in den Lateral- und den Ventralsträngen.

Aus dem Endgebiete der rezeptorischen Nerven, aus dem Dorsalabschnitte der grauen Substanz ziehen Bahnen in das Kleinhirn, in das Mittelhirn und in das Zwischenhirn. Soweit bekannt, scheinen sie konstant zu sein, also zu dem Grundmechanismus des Nervensystemes zu gehören. Nur da, wo ein Kleinhirn fehlt — Myxine, Proteus — werden wohl auch die dahin gehenden Bahnen ausfallen.

Die Zellen der grauen Substanz, um die herum die eintretenden Dorsalwurzelfasern sich auflösen, entsenden diese Bahnen, die also alle als sekundäre Fortsetzungen sensibler Bahnen aufzufassen sind. Sie müssen Rezeptionen aus der Haut, den Muskeln und vielleicht auch aus den Eingeweiden höheren Zentren zuführen, die, wie wir wissen, zumeist auf die Regulation der Bewegungen wirken. Es ent-

halten also die zuführenden Wurzeln direkt auch für Regulationen bestimmte Reflexbogenstücke.

Die Bahn zum Kleinhirn, der Tractus spino-cerebellaris dorsalis entspringt in einem medialen Abschnitte des Hinterhorns, der bei Säugern an einzelnen Stellen zu den (Band 1 beschriebenen) großzelligen Stilling-Clarkeschen Säulen anschwillt, zieht bei den Säugern, Vögeln und Fischen sicher, wahrscheinlich aber auch bei Amphibien und Reptilien zur Peripherie der Seitenstränge und von hier direkt frontalwärts zum Cerebellum. In dieses senkt sie sich mit

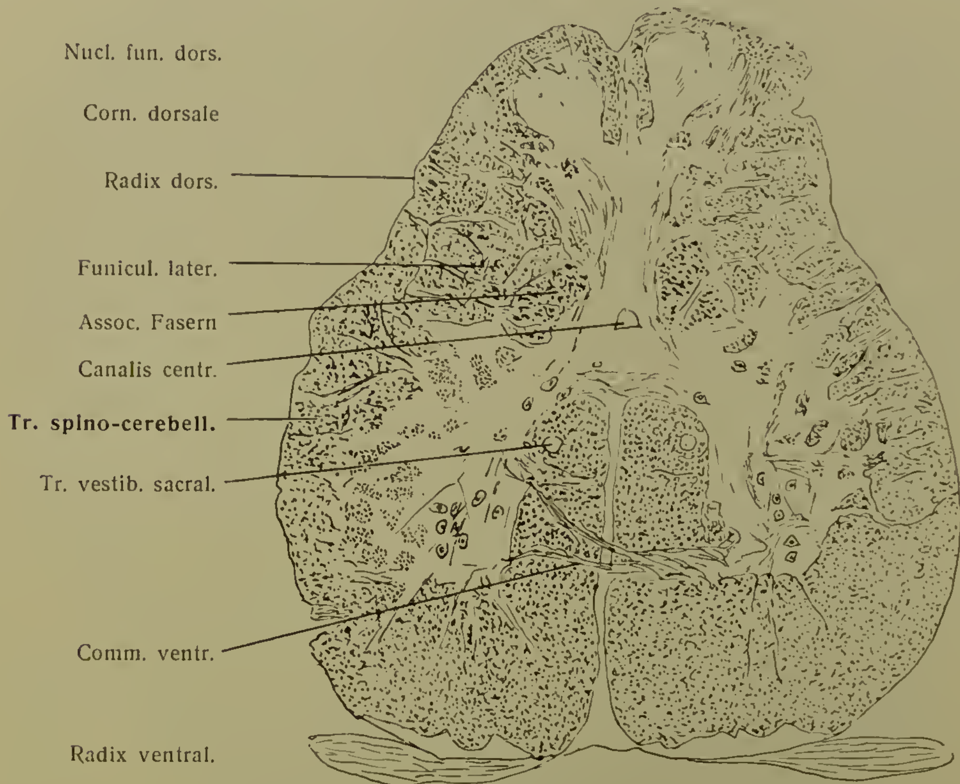


Fig. 30.
Schnitt durch das Rückenmark von Esox. Lage der Kleinhirnbahnen.

anderen afferenten Fasern aus Endpunkten der Hirnnerven ein. Es gibt ein ganz gleichartig aber weiter ventral aus dem Rückenmarke zum Kleinhirn ziehendes Seitenstrangbündel, dessen vom erstgenannten getrennte Bahn man ganz allgemein in der Tierreihe findet, wo immer man bisher gesucht hat. Dieser Tractus spino-cerebellaris ventralis ist in seinem Ursprung bisher nicht bekannt, vielleicht hat er den gleichen wie der dorsale Teil. Sein Ende im Kleinhirne ist weiter frontal. Die beiden Faserzüge kreuzen oben im Kleinhirn und da sie aus gleichseitigen Wurzelfasern sich ableiten, bilden sie so einen rezeptorischen Faserzug zur anderseitigen Kleinhirnhälfte. Ihre Verletzung, die physiologisch bisher nur bei Säugern studiert ist, Bing, erzeugte da Störungen der Rumpfmuskelhaltung und Extremitäten-

bewegung, welche echten Kleinhirnverletzungen sehr ähnlich sind. Deshalb dürfen wir diese Verbindung für eine wichtige, der Statik dienende hälten. Es ist auffallend, daß sie immer relativ dünn ist, ja selbst bei den großen Schwimmern, den Selachiern und den Salmoniden keine sehr große Ausdehnung erreicht, trotzdem hier das Kleinhirn ganz enorm anschwillt.

Aus den gleichen Endgebieten sensorischer Fasern entspringen dann Faserzüge, die nicht wie die Kleinhirnbahn erst frontal kreuzen, sondern bald nach ihrem Ursprunge die Commissura ventralis des Rückenmarkes überquerend, in die Vorder- und Seitenstränge gelangen. Hier ziehen sie dann frontal. Nur bei Säugern, wo sekundäre Degeneration möglich technisch leicht ist, hat man sie ganz sicher verfolgt. Für die niederen Vertebraten ist man im wesentlichen auf die Beobachtung von Schnitten angewiesen. Bei den Säugern endet nun ein Teil dieser Züge im Mittelhirndache — Tractus spino-tectalis — gleichseitig und gekreuzt, ein anderer zieht weiter frontal und endet im Thalamus Tractus spino-thalamicus.

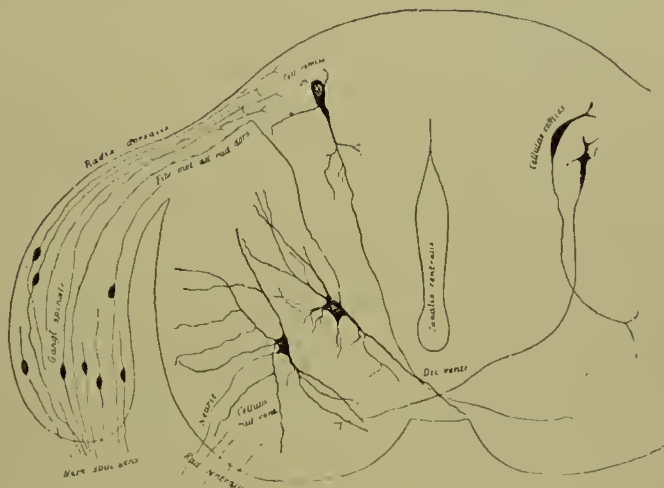


Fig. 31.

Schnitt durch das Rückenmark eines Hühnerembryo. Kombiniert nach mehreren Präparaten von Retzius. Zur Demonstration der secundären sensiblen Bahn. Die aus den Spinalganglien kommenden Wurzelfasern verzweigen um die Zellen, welche jene Bahn kreuzend entsenden.

An allen niederen Vertebraten sieht man nun die gleichen Kreuzungen im Rückenmark, sieht man Züge frontalwärts ziehen und erkennt man Endigungen an den beiden genannten Endstätten. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß die einzelnen Stücke dieser Bahn in der Tat zusammengehören wie bei den Säugern. Der Tractus zum Mittelhirn geht gewöhnlich schon in den ventraleren Fasermassen der Oblongata verloren, die jedenfalls mit dem Tectum verbunden sind. Den Thalamuszug kann man auch nicht weiter frontal isoliert verfolgen. Beide, der Tractus spino-thalamicus und der Tractus spinotectalis scheinen zu den Grundapparaten zu gehören, denn bei Myxine schon, dann überall in der Reihe kann man die erwähnten Endigungen an den frontaleren Zentren und auch die Kreuzungen im Rückenmarke sehen. Diese Züge leiten also Rezeptionen, die durch die Dorsalwurzeln anlangen bis zum Mittel- und zum Zwischenhirne. Es ist von Interesse darauf hinzuweisen, daß sie die frontalsten Endstücke der sensiblen Bahn bilden, so lange das Vorderhirn sich

nicht mächtiger entwickelt. Schon bei den Vögeln, sicher aber bei den Säugern gehen dann aus den ventralen Thalamuskernen Bahnen hinaus in das Großhirn, so dem sensiblen Apparat die Verbindung mit dem höchsten Assoziationszentrum vermittelnd.

Wir können also abschließend die sensible Bahn so darstellen:

Aus den rezeptorischen Nerven gelangen durch die Spinalganglien die Dorsalwurzeln in die graue Substanz des Rückenmarkes. Hier liegen ihre segmentären Zentren. Diese senden bei den niederen Vertebraten Züge bis in das Mittelhirn und bis in das Zwischenhirn. So ist es auch bei den Säugern und Vögeln. Aber bei diesen beginnt im Zwischenhirn ein neues Bahnstück, das bis in das Großhirn hineinführt.

Der Eigenapparat kann aber auch von den frontaler gelegenen Hirnteilen her beeinflußt werden. Es ziehen zu ihm, wahrscheinlich zu seinen motorischen Teilen, Bahnen aus der Oblongata, dem Kleinhirne und dem Mittelhirne, bei Vögeln und Säugern auch welche aus dem Zwischenhirne und dem Vorderhirne.

Besonders mächtig sind die Verbindungen mit der Oblongata und gerade diese erreichen bei den niedersten Vertebraten oft ganz enorme Ausbildung. Sie erinnern sich der langen Assoziationsbahnen, welche aus großen Zellen motorischen Types stammend überall in den Vorderseitensträngen des Rückenmarkes einherziehen. Derlei Zellen und derlei Bahnen findet man nun bis hinauf in das kaudale Ende des Zwischenhirnes in direkter Fortsetzung gleichartiger Rückenmarkzellen über die Basis der genannten Hirnteile weithin verbreitet. Alle senden lange Faserzüge rückwärts und viele von diesen erreichen die Umgebung der grauen Substanz des Rückenmarkes, dringen dann wohl auch in diese ein. Der ganze Apparat, der so alle Höhen des Zentralapparats in sich verbindet, sei Nucleus motorius tegmenti genannt. Seine einzelnen Abschnitte können sich sehr verschiedenartig entwickeln. Die ihm entstammenden Faserzüge ziehen dann zum Teil in den Seitenhälften, zum größeren aber in einem ziemlich geschlossenen Bündel, dem Fasciculus longitudinalis dorsalis nahe der Mittellinie frontal- und kaudalwärts. Die absteigenden senken sich dann natürlich in die Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarkes ein. Der Nucleus motorius tegmenti steht durch später zu besprechende Bahnen wieder mit dem Kleinhirne in Verbindung. So werden tonische und statische Einflüsse auf das Rückenmark und die Oblongata übertragen, auch solche aus der Gegend, in welche vom Labyrinth her die tonuserregenden Rezeptionen gelangen.

An zwei Stellen hypertrophiert er regelmäßig; einmal in seinem mesencephalen Abschnitte. Diese Zellansammlung wird uns als Nucleus ruber tegmenti noch begegnen, hier sei nur erwähnt,

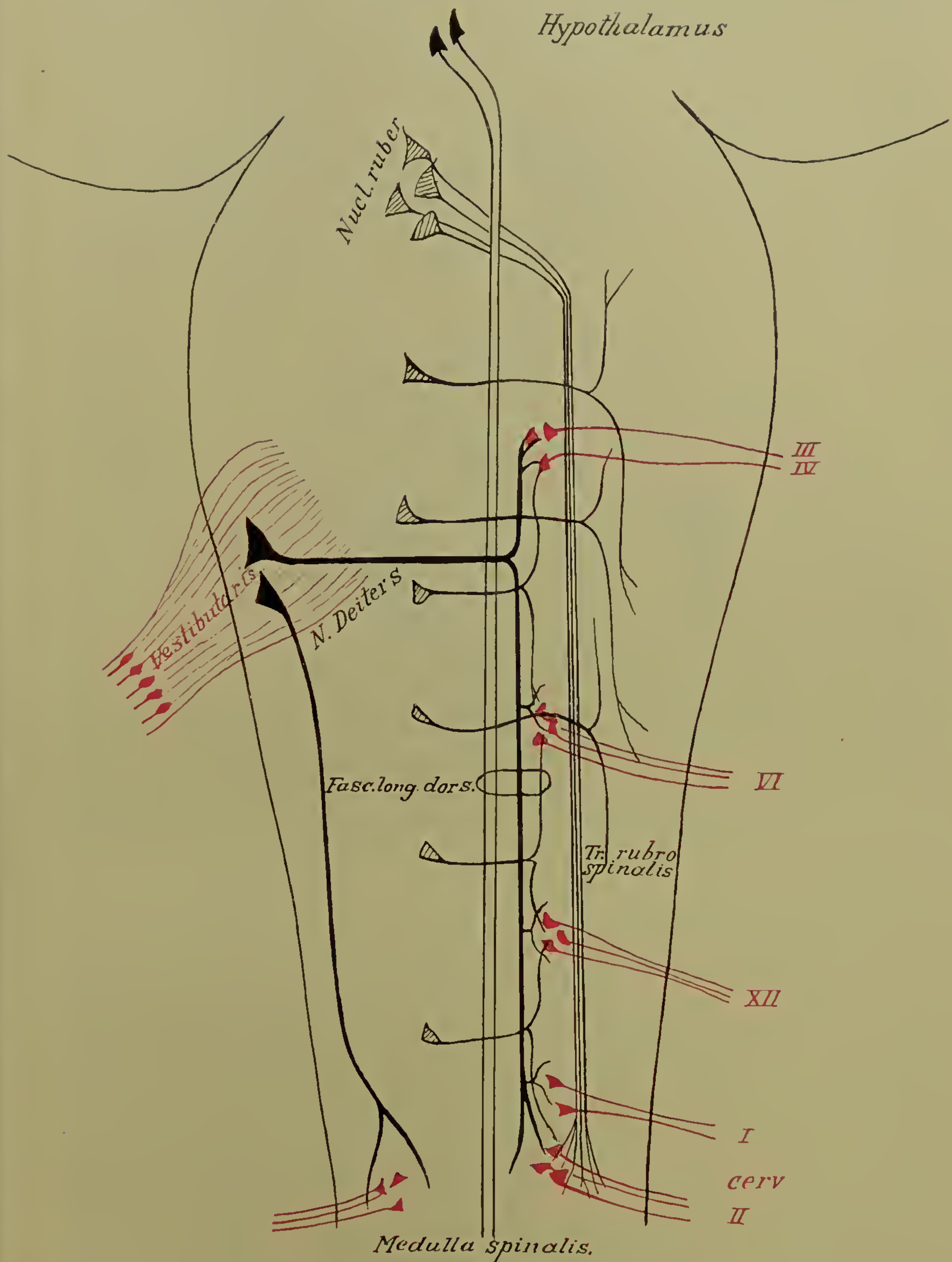


Fig. 32.

Schema des Nucleus motorius tegmenti und der von ihm ausgehenden Bahnen.

daß aus ihr bei Säugern und Vögeln sicher, bei den anderen Vertebraten nur wahrscheinlich ein Faserzug zu den seitlichen Teilen des Rückenmarkes, der Tractus rubrospinalis entspringt. Dann aber hypertrophiert der Haubenkern im Bereiche der eintretenden Vestibularis-

fasern (Nucleus Deiters). Die Bahnen, die ihm da entfließen, sind auf unseren Abbildungen Fig. 33–35 als Tractus vestibulo-spinales bezeichnet. Sie sind durch die ganze Reihe vorhanden aber nirgendwo so mächtig ausgebildet als bei den Tieren, die für ihre Bewegungen ganz auf den Tonus der Rumpf- und Schwanzmuskulatur angewiesen sind, zunächst also bei den ganz extremitätenlosen Cyklostomen, dann aber bei allen schwimmenden Tieren überhaupt. Figur 32 giebt eine Abbildung, des ganzen Systemes, das wir bei der Beschreibung der Oblongata noch in all seinen Beziehungen zu studieren haben.

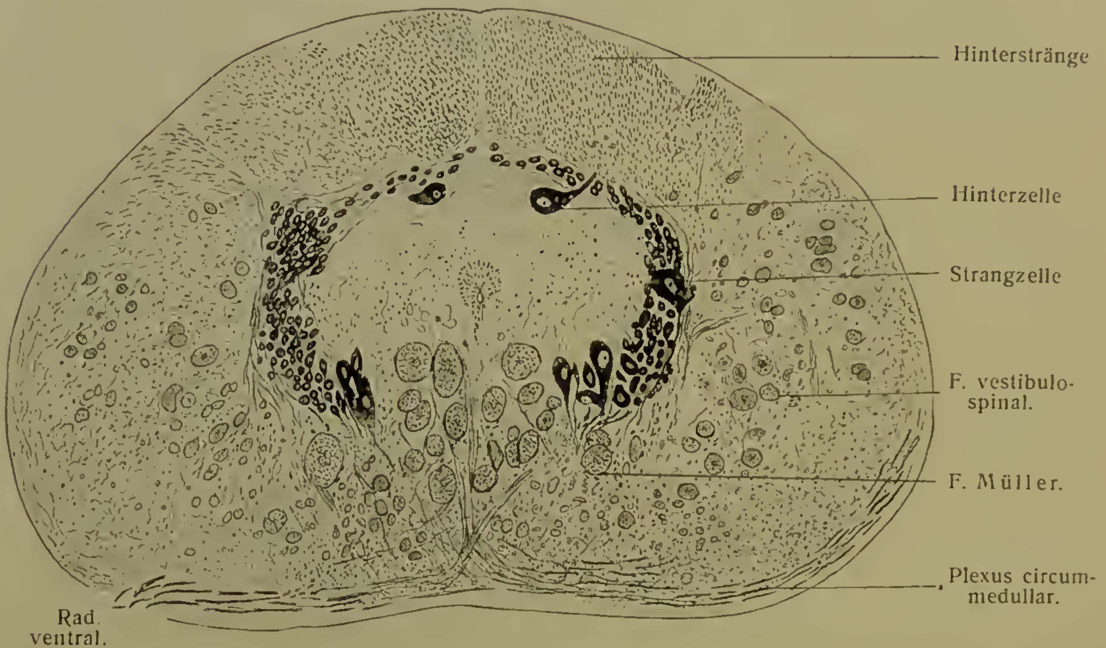


Fig. 33.

Frontalschnitt durch das Rückenmark von Petromyzon. Bielschowski-Behandlung.

Bei den Cyklostomen liegen Ursprungszellen für die Tractus motorii tegmenti gruppenweise geordnet vom Mittelhirndache ab weiter kaudal, die mächtigsten aber findet man im Bereiche des Vestibulariseintrittes. Gleichzeitig und kreuzend senden diese Riesenzellen ihre Fibrillenstränge als mächtige Bündel in die Ventral- und in die Seitenstränge. Diese „Müller'schen Fasern" fallen auf dem Fig. 33 abgebildeten Schnitte, weil ihr Inhalt durch Silber geschwärzt ist, sofort durch ihre dicken Querschnitte auf.

Auch bei Selachiern ist der ganze dorsale Vorderstrang gleichmäßig durchsetzt von derartigen dickmarkigen Elementen. Bei Teleostiern und Ganoiden verschwinden die mittleren gewöhnlich bis auf je eine Riesenfaser in jeder Seite, die der grauen Substanz ventral vom Zentralkanal und der Basis des Vorderhorns dicht anliegt (Mauthnersche Faser, Fig. 35). Ihre dicken, von enormer Markscheide umumhüllten Axenzylinder können bis hinein in die Schwanzwirbelsäule

verfolgt werden. Wer die Wichtigkeit der Schwanzmuskulatur für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes schwimmender Tiere kennt, der

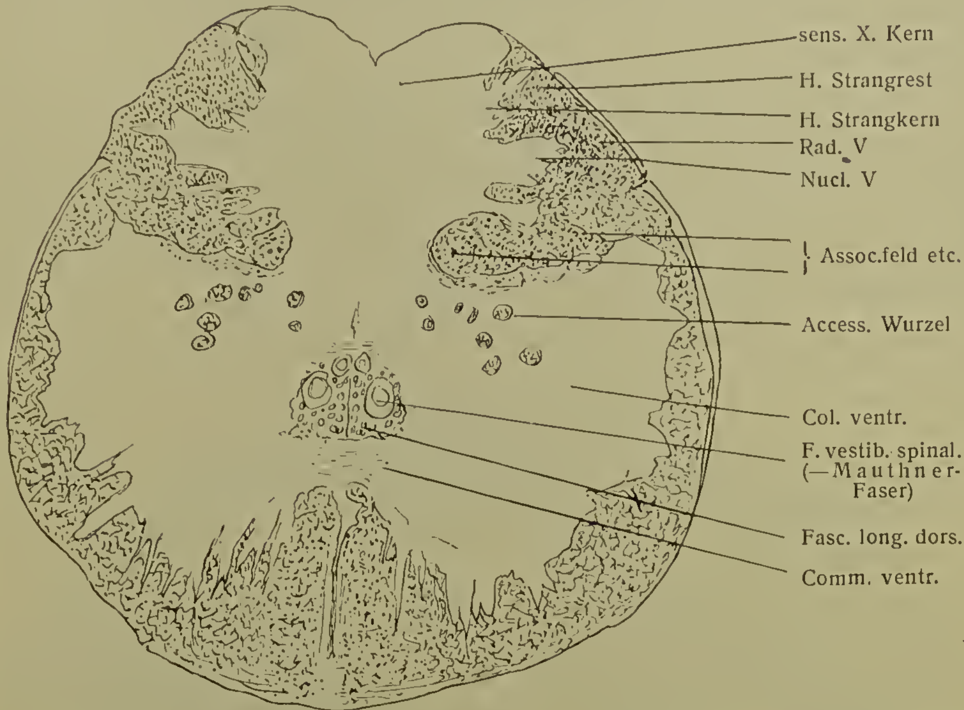


Fig. 34.

Esox. Rückenmark, Frontalende. Die dicken Fasern des Tractus vestibulo-spinalis im Vorderstrang.

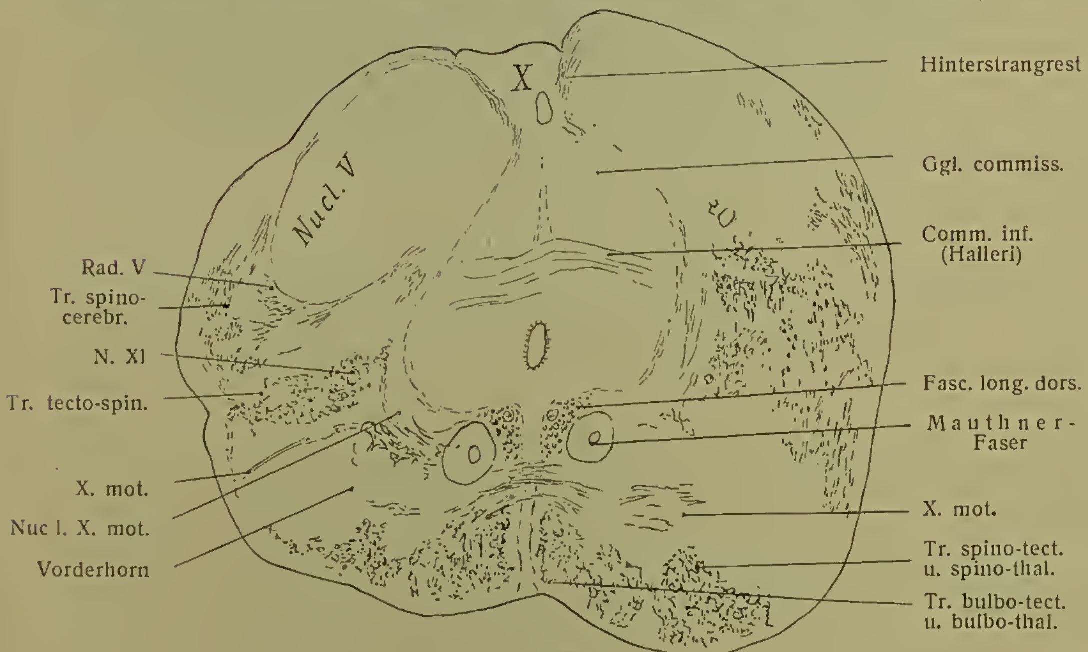


Fig. 35.

Rückenmark des „fliegenden Fisches", Exocoetus. Mit eingezeichneten Verbindungsbahnen.

wird wohl erklärlich finden, daß sie speziell mit der Gegend der Ampullennerven verbunden ist. Diese Fasern lassen sich auch bei Amphibienlarven und bis in den sakralen Teil des Eidechsenrückenmarkes

(Köppen) nachweisen. Wenn sie bei vielen Fischen von Aalform und bei Orthagoriscus mola (Haller) vermißt werden, so kann das sehr wohl auf der bei solcher Körperform wesentlich andersartigen Statik beruhen.

Einen ganz analogen Ursprung aus großen Zellen an der Eintrittsstelle des Nervus octavus, die mehr oder weniger nahe der Mittellinie gelegen sind, besitzt ein großer Teil der Vorderstrangfasern bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern. Es läßt sich auf degenerativem Wege (Vögel) der Nachweis führen, daß diese Fasern teils gekreuzt in die dorso-medialen Zellgruppen des Vorderhorns gelangen teils ungekreuzt in die ventralen Zellgruppen hineinziehen.

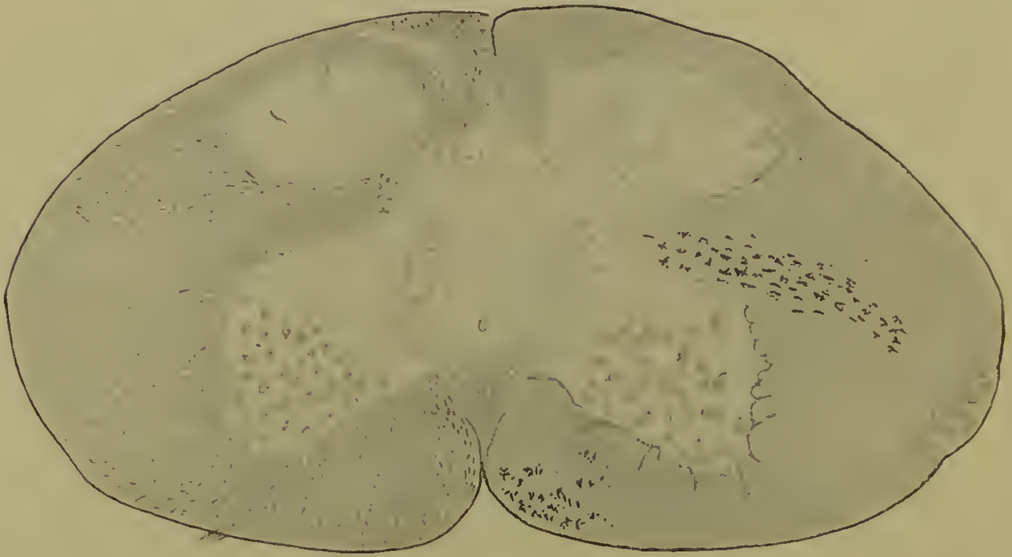


Fig. 36.

Taube. Entartung des Tr. rubro-spinalis im Seitenstrange und des aus dem Metathalamus kommenden Bündels im ventralen Vorderstrange.

Auch der bei Petromyzon so mächtige Seitenstranganteil aus dem Nucleus motorius tegmenti ist bei Teleostiern, bei Vögeln und Säugern nachzuweisen und wohl auch bei den Amphibien und Reptilien vorhanden.

Mit dem Fasciculus longitudinalis dorsalis ziehen bis in das Rückenmark herunter auch Anteile aus dem Haubenabschnitte des Metathalamus. Schneidet man bei einer Taube den Metathalamus und die Basis des Mittelhirnes durrh, so erhält man die Degeneration dieser längsten Züge des motorischen Tegmentalapparats, auch die der nächstlängeren, der Tractus rubro-spinales. Den Erfolg einer solchen Operation gibt Fig. 36 wieder.

Das wäre denn die Gesamtheit der Tractus tegmento-spinales. Überall, wo sie entspringen, enden Faserzüge aus dem Kleinhirne. Es ist deßhalb durchaus wahrscheinlich, daß der vom Kleinhirn auf die Muskulatur des Körpers ausgeübte Tonus auf diesen Bahnen verläuft. Die Bahnen, die ihn von der Muskelsensibilität her erregen, sind in in den Tractus spino-cerebellares gegeben.

Auch die Verbindung mit dem Mittelhirndache ist doppelläufig. Es gibt nicht nur die vorhin beschriebenen Tractus spino-tectales dorthin, sondern höchstwahrscheinlich auch da entspringende und in das Rückenmark abwärts ziehende Fasern. Diese aus dem Mittelhirndache entspringenden Tractus tecto-spinales sind degenerativ bis in die Oblongata nur verfolgt, für das Rückenmark aber nur erschlossen aus der Gesamtanordnung der aus dem Mittelhirn ziehenden Bahnen.

Bei den Säugern gesellen sich nun zu den erwähnten noch einige andere Bahnen. Vor allem solche aus der Rinde des Hemisphäriums, die Tractus cortico-spinales. Diese bisher nur bei den Säugern nachgewiesenen Züge nehmen bei verschiedenen Arten wechselnde Lage im Rückenmarke ein. Am längsten sind sie vom Menschen als Pyramidenbahn der Seitenstränge bekannt, bei vielen Säugern liegen sie in den Hintersträngen ganz nahe der Commissura dorsalis, bei dem Hunde und bei allen Affen sind sie in den dorsalen Ab-

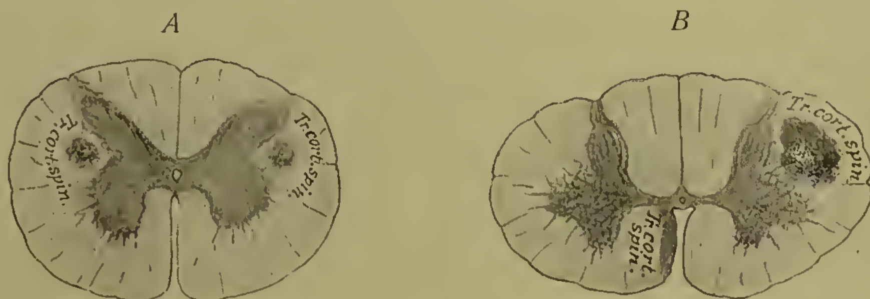


Fig. 37.

A Hunderückenmark, in welchem durch Wegnahme des ganzen Großhirnes die Tractus cortico-spinalis beiderseits entartet sind. *B* Menschl. Rückenmark, in welchem, bedingt durch einen starken Bluterguß in die linke Hemisphäre, der Tractus cortico-spinalis anterior et lateralis degeneriert ist.

schnitten der Seitenstränge gelegen. Beim Menschen verläuft übrigens ein Teil auch in den Ventralsträngen. Sie sind beim Menschen am meisten entwickelt und bei vielen nieder stehenden Säugern nur in wenigen Fasern repräsentiert.

Messungen von Lenhossek haben ergeben, daß sie, welche beim Menschen fast 12 Prozent des ganzen Rückenmarkquerschnittes ausmachen, bei der Katze nur 7,76, beim Kaninchen nur 5,3 und bei der Maus gar nur 1,14 Prozent des Gesamtquerschnittes einnehmen.

Man hat den Eindruck, daß diese Züge etwa in dem Maße ausgebildet sind, wie die Großhirnrinde für die erlernbaren Funktionen der Extremitäten in Anspruch genommen wird. Ich bilde hier ein menschliches Rückenmark ab, in dem jene Tractus durch Erkrankung entartet sind, und zeichne daneben ein Hunderückenmark, welches durch Wegnahme der Hemisphären den gleichen Faserausfall erlitten hat, um Ihnen den Unterschied in der Ausdehnung des Areals der Rindenrückenmarkbahn zu zeigen.

Natürlich gesellen sich alle diese Züge aus frontaler liegenden Hirnteilen zur grauen Substanz des Rückenmarkes denjenigen Nervenfasern zu, welche in der Umgebung jener Substanz als weiße Markstränge liegen und oben schon erwähnt wurden. Der weiße Markmantel des Rückenmarkes ist schon bei den Fischen ein recht breiter. Dort sind es wesentlich die Vorder- und die Seitenstränge, welche gut entwickelt sind, die Hinterstränge sind immer sehr viel dünner als bei den anderen Vertebraten, zum Teil weil in den Seitensträngen Elemente liegen, welche anderswo nur in den Dorsalsträngen verlaufen, zum Teil auch weil, wie schon oben mitgeteilt wurde, die Versorgung der Körperoberfläche bei den Fischen nicht so ausschließlich durch spinale Wurzeln geschieht, wie bei anderen Vertebraten.

Überraschend wirkt auf denjenigen, welcher nur das menschliche Organ kennt, die oft sehr beträchtliche Größe des Rückenmarkes sehr niedrig stehender Tiere. Das Rückenmark ist eben ein ganz selbständiges Organ, dessen Größe wesentlich von dem mit Spinalnerven zu versorgenden Areal und nur in ganz geringem Maße von der Entwicklung der anderen Teile des Zentralnervensystems abhängt. Es bezieht bei den niederen Vertebraten nur wenig Fasern und auch nicht sehr viele bei den höheren von weiter vorn gelegenen Hirnteilen. Wollen Sie sich einmal leicht hiervon überzeugen, so nehmen Sie den ja überall leicht zu erhaltenden Kopf eines Schellfisches, Gadus aeglefinus, oder sonst einen großen Fischkopf, öffnen Sie ihn und vergleichen Sie das minimale Gehirn mit dem enorm dicken Rückenmarke. Dieser Fisch besitzt eben ein Rückenmark, das fast ausschließlich echt spinale Elemente und nur ganz wenige cerebrale enthält. Die spinalen aber sind mächtig, weil die enorme Rumpfmuskulatur und die große Körperoberfläche einer reichen Innervation bedürfen.

Dies zunächst bei den hergebrachten Ansichten auffallende Verhältnis kann leicht bis in die hohen Säuger hinein verfolgt werden. Das Gehirn des Pferdes oder des Ochsen, auch das eines riesigen Gorilla, ist wesentlich kleiner als dasjenige des Menschen, ihr Rückenmark aber übertrifft das menschliche um mehr als das Doppelte an Dicke.

Ein lehrreiches Beispiel für dieses Verhältnis bietet u. A. der Strauß, dessen kleiner Kopf in gar keinem Verhältnis zu dem enormen Rumpfe steht. Schon die Römer haben sich an den Sprüngen erfreut, die geköpfte Strauße noch in der Arena vollführten. Wenn Sie nun einen Blick auf die folgende unter meiner Leitung von Dr. Streeter ausgeführte Abbildung werfen, so erkennen Sie sofort wie in dem Rückenmarke dieses Riesenvogels ein Apparat gegeben ist viel mächtiger als das ganze übrige Gehirn und wie dieser Apparat da anschwillt, wo er die Bewegungen der kleinen Flügel und ganz enorm da, wo er diejenigen der mächtigen Beine zu innervieren hat. In der Lendengegend erreicht das Rückenmark eines mittelgroßen Straußes den Umfang welchen es beim erwachsenen Menschen ebenda hat.



Fig. 38.

Struthio camelus. Rückenmarksquerschnitte in natürlicher Größe neben die Schnittstellen gezeichnet.

Die ausgestorbenen Riesensaurier waren mit enorm langen und sehr dicken Rückenmarken zur Versorgung des mächtigen Körpers versehen. Ihr Gehirn ist so klein, daß es im Abgusse aus dem Fora-

men occipitale herausgezogen werden kann. Dann gleicht es einer Reihe kleiner Anschwellungen, die nicht die Rückenmarkdicke erreichen. Es waren also fast ausschließlich mit dem Rückenmark arbeitende Tiere und das hat wohl ihren Untergang herbeigeführt als sich hirntragende Wesen entwickelten.

In Figur 39 lege ich noch die Rückenmarke dreier niedrig stehender Vertebraten vor, die alle bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, die Sie auch wohl mit dem Hunderückenmarke der Fig. 37 ver-

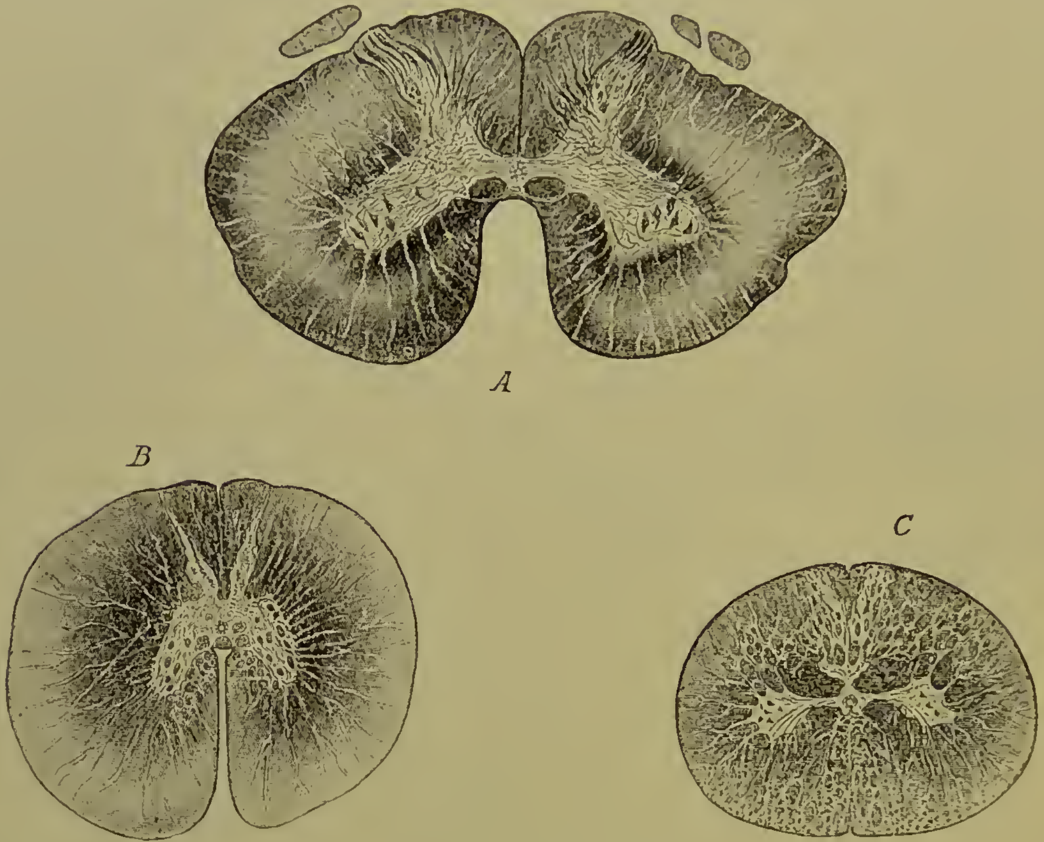


Fig. 39.

Drei Rückenmarksschnitte von großen Individuen verschiedener Klassen. *A* vom Krokodil, Crocodilus africanus. *B* vom Strauß, Struthio camelus. *C* von einem Hai, Mustelus.

gleichen mögen. Das Hairückenmark, das etwas kleiner als die anderen erscheint, kann bei größeren Exemplaren ganz die Dicke des Krokodilrückenmarkes erreichen und dieses hat ganz die Größe und Dicke wie das gleiche Organ von einem 1 jährigen Kinde.

Ganz im Gegensatz zu der enormen Längenentwicklung des Rückenmarkes bei allen langschwänzigen Vertebraten ist bei Orthagoriscus mola, einem Teleostier, dessen Rumpf und Schwanz gegenüber dem kolossal entwickelten Kopfe fast verschwindet, der ausgebildete Teil des Rückenmarkes so stark verkürzt, daß er noch innerhalb der Schädelhöhle Platz hat (s. o.), während der intravertebrale Abschnitt zu einem dünnen Filum terminale reduziert ist. Daß auch bei

den Batrachiern sich die Anzahl der Rückenmarkssegmente stark vermindert hat, haben wir schon in der Einleitung zu diesem Kapitel erfahren.

Es wird zweckmäßig sein nun in kurzer Übersicht die Verbindungen zusammenzufassen, welche der Eigenapparat des Rückenmarkes eingeht.

1. Zu dem Kleinhirn ziehen die Tractus spino-cerebellares. Aus dem Kleinhirn treten die Tractus cerebello-tegmentales zu den Kernen der Haube des Zwischen- und Mittel- und Nachhirns und aus diesen Kernen treten zum Rückenmarke die Tractus tegmento-spinales. Die mächtigsten sind die Tractus vestibulo-spinales.

2. Zu dem Mittelhirn ziehen die Tractus spino-tectales. Aus ihm erreichen das Rückenmark die Tractus tecto-spinales.

3. Zu dem Zwischenhirn gelangen die Tractus spino-thalamici. Aus ihm ziehen die Tractus tegmento-spinales diencephalici zum Rückenmarke.

4. Zu dem Großhirn gelangen keine direkten Bahnen. Es verbinden sich aber — bei Säugern allein — die Endstätten des Tractus spino-thalamicus mit der Großhirnrinde und aus dieser zieht dann zum Rückenmarke der Tractus cortico-spinalis, die Pyramidenbahn.

Nicht alle diese Züge sind überall nachgewiesen.

Sechste Vorlesung.

Die Oblongata und die Hirnnerven.

M. H. Wir wollen heute den Teil des Zentralnervensystems betrachten, welcher die Kopfgegend mit Nerven versorgt. Die Kopfnerven sind nicht so einfach zusammengesetzt wie die Spinalnerven. Einmal bestehen sie und ihre Ursprungsgegenden vielfach aus mehreren zusammengeflossenen Metamergebieten, dann sind im Laufe der Stammesentwicklung bei den verschiedenen Tierklassen wohl auch Metameren mit ihren Nerven ausgefallen und schließlich findet sich an den Kopfnerven eine weitgehende Verteilung der Fasern nach ihrer Funktion, derart, daß etwa mit dem einen Nerven nur somatisch-motorische oder somatisch-sensible Bahnen austreten, mit einem anderen fast nur viscerale Züge. Dazu kommt, daß namentlich bei den Fischen einzelne Hypertrophien je in bestimmten Endgebieten bestehen, die für Nerven eigener Art erforderlich sind. So giebt es Hypertrophien im motorischen Vagusgebiete der Rochen für die elektrischen Nerven, dann Hypertrophien der Akustikuskernsäule, weil hier bei allen wasserlebenden Tieren auch die Fasern des Lateralsystemes münden, das dem Druck-

sinne dient, und Hypertrophien im Bereiche des sensorischen Facialis ebenda, weil bei vielen Fischen eigenartige, unseren Geschmacksknospen ähnliche Gebilde nicht nur wie überall innerhalb der Mundhöhle, sondern auch vielfach an der dorsalen Leibesoberfläche liegen.

Die 2. und 3. Vorlesung haben über die embryonale Entstehung der Hirnnerven bereits das Wesentliche mitgeteilt. Immerhin empfiehlt es sich hier, wo wir die Ursprungsverhältnisse der fertigen Nerven besprechen, nochmals kurz deren dort schon erwähnte Zusammensetzung darzulegen. Das soll nicht geschehen ohne, daß zweier Männer gedacht wird, denen wir für die Erkenntnis der peripheren Kopfnerven sehr viel verdanken, Gegenbauer's und Fürbringer's.

Der zwölfte Hirnnerv, Hypoglossus ist eine in den Kopfbezirk geratener Spinalnervengruppe. Im wesentlichen haben sich in ihm nur somatisch-motorische Bestandteile erhalten, nur bei Fischen sollen geringe somatisch-sensible Teile vorkommen. Über sensible Elemente Säugern s. S. 6.

Der 11. Hirnnerv, der Accessorius ist ursprünglich wohl eine visceromotorische kaudale Vaguswurzel für die Kiemenmuskulatur, erst später nimmt er Fasern für die Innervation von Skelettmuskeln, also somatisch-motorische Elemente auf, wenn sich Kiemenmuskeln in Skelettmuskeln umwandeln. S. hierfür auch S. 19.

Der zehnte Hirnnerv, der Vagus, ist polymer angelegt, mit Ausnahme einer nur vom ersten Kiemenaste stammenden Wurzel für die Lateralorgane des Rumpfes. Er führt hauptsächlich viscero-sensible und viscero-motorische Fasern, daneben sind ihm vorübergehend angegliedert somatisch-sensible Fasern („R. auricularis vagi" der Säuger), und bei Cyklostomen enthält er auch somatisch-motorische Elemente, welche bei den höheren Vertebraten im Hypoglossus erscheinen (Johnston).

Dieselbe Zusammensetzung bietet der neunte Hirnnerv, der Glossopharyngeus, den man wohl mit Recht als frontalste Vaguswurzel angesprochen hat. Ist er doch bei Amphibien noch fest mit dem Vagus verbunden. Seine visceral-motorischen und somatisch-sensiblen Äste verkümmern gleichzeitig mit den Lateralisfasern auf höheren Entwicklungsstufen.

Der achte Hirnnerv, Acusticus, besser vielleicht Octavus, entspringt bei den Fischen in der Mitte zwischen den kaudalen nnd den frontalen Ästen, die zum Lateralisnerven gehen. Er endet auch dem Endkerne dieser Nerven so dicht benachbart, daß man den Eindruck hat, daß dieser Nerv ursprünglich irgendwie dem Lateralissystem angehörte, Die Endbläschen, zu denen er sich begibt, dienen aber überall Gleichgewichtsfunktionen und bei den höheren Vertebraten auch akustischen. S. 11 ist dargelegt, warum man am besten den Namen Acustico-Lateralis wählt.

Der siebente Nerv, der Facialis, ist bei den wasserlebigen Tieren stets eng verwachsen mit den Lateralisfasern zum Kopfe und zur Seitenlinie. Durch einen Ramus retrocurrens ist er mit den gleichartigen Komponenten des 9. und 10. Nerven verbunden. Er selbst aber führt andere sensible Elemente, visceral-sensible zu den „Geschmacksbechern" im Schlunde und im Kopfe und visceral-motorische. Nach Johnston sendet er bei Petromyzon auch zur allgemeinen Hautbekleidung somatisch-sensible Äste. Die eigentlich motorischen Fasern, die sich ja bei den Säugern fast allein erhalten, werden erst bei den Amphibien reicher und überragen von den Sauropsiden ab, wo ja das ganze Lateralsystem verschwindet, den sensiblen Rest. Dieser bleibt als Chorda tympani und als Nervus petrosus superficialis major (Bender) bis zu den Säugern erhalten.

Der sechste Nerv, der Nervus abducens, ist ein somatisch-motorischer. Er fehlt bei Myxine und bei Proteus, wo auch die Augen enorm atrophisch sind.

Der fünfte Nerv, der Nervus trigeminus, ist aus zwei bei Fischen getrennten Nerven entstanden, einem frontalen Nervus ophthalmicus profundus und einem kaudalen Nervus maxillo-mandibularis. Er führt somatisch-sensible (Kopfhaut) und visceral-motorische (Kiemenmuskeln) Fasern, daneben wahrscheinlich noch visceral-sensible. Bei den Vögeln und Säugern versorgt der visceral-motorische Anteil die Kaumuskeln.

Die kaudaleren Teile des Trigeminuskomplexes sind bei Fischen und Amphibien außerordentlich enge mit den Wurzeln des Facialis und des Acusticolateralis verbunden. In dem so entstehenden Wurzelkomplexe findet sofort nach dem Austritte ein lebhafter Faseraustausch statt, durch den sensible Facialisäste für die Sinnesapparate am Kopfe den eben dahin gehenden Hautästen des Trigeminus beigesellt werden. Es ist deshalb die Bezeichnung auf unserer Figg. 99, 125 nur eine ungefähr richtige. Fast alle Äste sind eben gemischt faserig. Die Gesamtmasse dieser Wurzelfasern wird als Trigeminusfazialiskomplex bezeichnet. Ihre Entwirrung hat viel Arbeit gekostet.

Der vierte Hirnnerv, Trochlearis, ist nur bei höheren Vertebraten rein somatisch-motorisch, bei Fischen enthält er zuweilen eine unbedeutende Kleinhirnwurzel (Lateralis-Component?). Nach Gegenbaur hat er sich aus dem Trigeminus abgelöst.

Der dritte Hirnnerv, Oculomotorius, führt somatisch-motorische Fasern. Seine Verbindung mit dem Ciliarganglion läßt auf einen ursprünglich gemischten Charakter schließen, es muß aber dahin gestellt bleiben, ob der sensible Anteil somatischer oder visceraler Natur ist.

Die äußere Form der Oblongata.

Die Umwandlung des Rückenmarkes zur Oblongata bedingt schon äußerlich recht ansehnliche Formveränderungen am Kopfende des

Rückenmarkes, die mit nur geringen Modifikationen überall die gleichen sind; aber sie treten bei niederen Vertebraten, wo das Kiemengebiet von besonders mächtigen Nerven zu versorgen ist, vielfach klarer in die Erscheinung als bei Säugern. Sie lassen sich im wesentlichen auf fünf charakteristische Differenzierungen zurückführen:

1. Erweiterung des Zentralkanals in eine dorsal nur von dünnem Epitheldach bekleidete breite Grube, die „Rautengrube". Dadurch wird eine Verlagerung aller Kerne bedingt, welche in näherer oder entfernterer Beziehung zum Wandungsgrau des Zentralkanals stehen: die früher dorso-lateral gelegene somatisch-sensible Kernsäule rückt lateralwärts, die acustico-laterale, vorher medial gelegen, liegt jetzt dorso-lateral, die visceral-sensible, früher zentral oder ventro-medial, liegt jetzt medial von der somatisch-sensiblen, die visceral-motorische lateral von der somatisch-motorischen Säule.

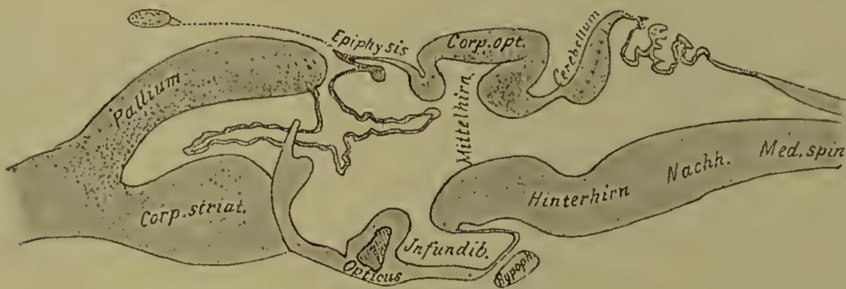


Fig. 40.

Sagittaler Schnitt durch ein Amphibiengehirn, ein wenig lateral von der Medianlinie. Zur Demonstration des Übergangs der Tela chorioidea posterior caudal in das Rückenmarkdach, rostral in das Kleinhirn.

2. Vergrößerung der sensiblen Zentren.

3. Ihre Differenzierung zu drei selbständigen Kerngruppen.

4. Zunahme des Eigenapparates in Form von Schaltkernen und Assoziationsfasersystemen der Formatio reticularis.

5. Die Faserung aus den sensiblen Kernen, die wir im Rückenmark innerhalb der ventralen Kommissur kreuzen sahen, nimmt zu, die Kommissur verbreitert sich, andere Kreuzungen gesellen sich zu und es entsteht in der Mittellinie in der ganzen Dicke der Oblongata eine Kreuzung, die Raphe.

Schon makroskopisch erkennt man immer am oberen Rückenmarksende, daß die Dorsalstränge auseinanderweichen, daß in ihrem Grunde die Commissura dorsalis und die dicht unter ihr liegende graue Substanz um den Zentralkanal offen zutage treten. Wie schon gesagt, wird der dorsale Abschluß der Rückenmarkshöhle nur durch eine dünne Membran gebildet. Weiter nach vorn verbreitert sich mit dem Beiseitetreten der Stränge dieses membranöse Dach immer mehr, es bedeckt dann als Tela chorioidea posterior den zum Ventriculus quar-

tus erweiterten Hohlraum des Centralnervensystems und geht schließlich noch weiter frontal direkt in die Formatio cerebelli über.

Die Tela chorioidea posterior ist übrigens kaum je ein einfach glatt ausgebreitetes Deckblatt über dem Ventrikel. Sie ist sehr viel größer als zu diesem Decken notwendig wäre, und hängt in langen Windungen und Faltungen sowohl in den Ventrikel selbst, als an den Seiten der Oblongata herab. Es hängt von der Tierart ab, und ganz vornehmlich von der Ausdehnung, welche das Kleinhirn erlangt, wie reich jene Faltungen sind. Wenn, wie z. B. bei den Cyclostomen oder auch bei den Amphibien, das Cerebellum sehr klein ist, dann erblickt man bei der Untersuchung des Gehirnes von oben über dem verlängerten Marke eine ganz breite, vielgestaltete, ziemlich ovale, rötliche Platte, eben die Flächenansicht der Tela chor. post. Bei den Vögeln und den Säugetieren ist die dorsale Ausdehnung gering, aber beiderseits vom verlängerten Marke sieht man doch die Zotten in den Ventrikel ragen und neben ihm herabhängen. Alle diese Falten sind durchweg von einer einfachen Lage zylindrischen Epithels gebildet, welches dicht auf einem reichlichen Blutgefäßplexus liegt, der vom Schädel her in alle Falten eindringt.



Fig. 41.
Horizontalschnitt durch die Tela chorioidea des Frosches.

Fortgesetzte Untersuchungen über die eigentümlich wechselnden Körnungen in diesen Zellen lassen es mir als wahrscheinlich erscheinen, daß es sich um aktive wahrscheinlich den sezernierenden Zellen nahestehende Gebilde handelt. Beim Frosche erinnern z. B. die einzelnen von der Decke herabhängenden Adergeflechtknoten auf dem Schnitte lebhaft an die einfach gebauten Glomeruli in der Niere des Tieres. Indigcarmin, welches im Blute kreist, wird in den Epithelien der Tela chorioidea körnig abgelagert.

Außerdem verdickt sich das Nervensystem sehr wesentlich im Bereiche der Oblongata.

Dazu tragen vorwiegend zwei Umstände bei. Erstens das Auftreten der Formatio reticularis, eines Assoziationssystemes von Fasern kurzen Verlaufes, welches überall zwischen Rückenmark und Zwischenhirnbasis angetroffen wird, aber hier unten besonders stark entwickelt ist, und zweitens die Nervenkerne. Im Bereiche des Schädels treten ja auf ganz kurzer Strecke vier sehr mächtige Nerven in das Zentralorgan, der Vagus, der Acustikus, der Facialis und der Trigeminus. Dazu kommen bei allen wasserlebigen Tieren die Lateralnerven, während bei vielen Fischen die Facialis- und Vagusäste enorm hypertrophieren. Da, wo solche Nerven ihre Endstätte haben, schwillt die Oblongata natürlich stark an. Selbstverständlich

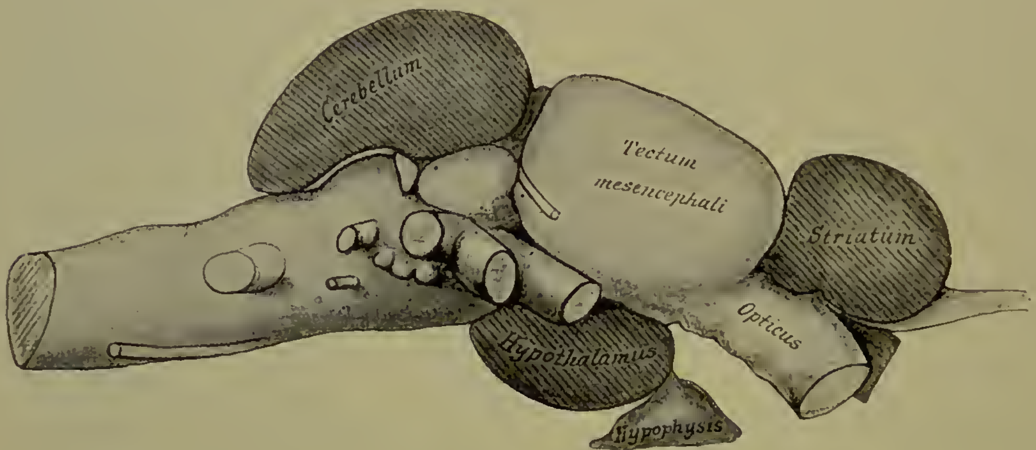


Fig. 42.
Gehirn des Schellfisches, Gadus aeglefinus.
Die Teile, welche nicht direkt Hirnnerven zugehören, schattiert.

vergrößert auch die zu solchen Kernen in Beziehung tretende mächtige Faserung das Volumnen noch sehr.

Von welcher Mächtigkeit bei niederen Vertebraten die Faserung der Hirnnerven ist, davon macht man sich gewöhnlich keine richtige Vorstellung. Schon bei dem Knochenfische, dessen Hirn Fig. 42 bringt, sind die Nervenwurzeln allein zusammen viel größer als das ganze übrige Hirngebiet, welches nicht zu ihrer Endigung in Beziehung steht. Auf Schnitten durch die Oblongata der Fische erkennt man, daß sie ganz vorwiegend nur Endstätte der mächtigen Wurzeln ist. Alle übrige Faserung tritt gegenüber dieser übermächtigen ganz in den Hintergrund.

Schließlich existieren in dem verlängerten Marke noch einige spezielle Zentren, welche zum Kleinhirn und zum Akustikus in Beziehung stehen, und als viertes Moment wäre zu erwähnen, daß diese Hirnstrecke natürlich von den Bahnen durchzogen wird, welche von frontaleren Hirnteilen dem Rückenmark zuwachsen, ebenso wie sie die

von daher kommenden, ihr allein bestimmten Faserzüge noch aufnehmen muß.

Sehen wir zunächst, wie sich diese Dinge makroskopisch gestalten: die ventrale und laterale Zylinderfläche der Oblongata wird durch die zahlreichen starken Wurzeln der Hirnnerven unterbrochen. Die ventrale Oberfläche ist in der Mitte durch eine flache Sagittalfurche eingekerbt. Bei Säugern legen sich an diesen Sulcus ventralis die rundlichen Stränge der Tractus corticospinales seitlich an. Die dorsale Oberfläche vertieft sich bei den meisten Vertebraten zu einer grubenartigen Rinne („Rautengrube"). Die Ufer dieser Rinne entsprechen gewöhnlich der Endkernsäule des Acustico-Lateralsystems, an die sich außen die dorsale Spinocerebellarbahn und innen der Rest der Hinterstrangskerne anlegt, und treffen sich hinter dem kaudalen Pole in einer durch die Hinterstrangskerne verursachten Verdickung.

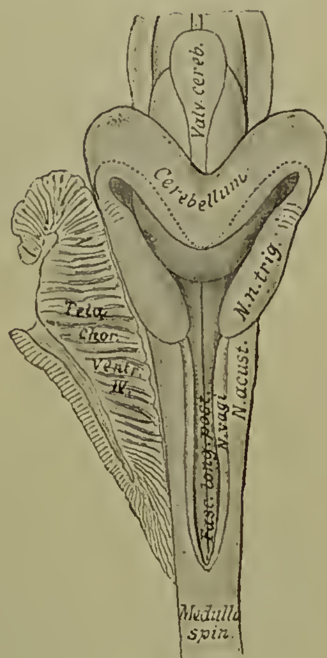


Fig. 43.

Die Oblongata und das Kleinhirn des Störes, Acipenser ruthenus, nach Goronowitsch.
Statt N. trig. lies Tub.-acust.-laterale.

Ein Blick auf die von oben her geöffnete Oblongata des Störes Fig. 43 — die Tela ist links zur Seite geschlagen — wird Ihnen die geschilderten Verhältnisse am besten illustrieren. Ich habe absichtlich den Ganoiden gewählt, weil er einerseits die allgemeinen Verhältnisse gut erkennen läßt und auch gleichwie alle Fische sehr große deutlich sichtbare Nervenkerne hat, aber doch nicht solche unförmlichen Hervortreibungen da aufweist, wie sie die Cyprinoiden und Siluroiden (C. G. Herrick) an gleicher Stelle oder einige Selachier haben, wo die Kerne des Vagus und Facialis und, bei den letzteren, des Acusticolateralis, sozusagen das ganze Bild beherrschen.

Wenn so große Veränderungen am Kopfende auftreten, so macht sich dies noch mehr als bei der äußeren Ansicht dann geltend, wenn man Querschnitte anlegt.

Das Querschnittbild der Oblongata.

Vielleicht gehen wir am besten von der nun einmal für das Rückenmark Ihnen bekannten Anordnung aus und wählen, um zunächst ganz einfache Verhältnisse vor uns zu haben, zum ersten Objekte das Gehirn von Amphibienlarven. Fig. 44.

Hier wird die graue Substanz noch fast ganz durch jene Anhäufung von Neuroblasten gebildet, von denen in der Entwicklungsgeschichte die Rede war; zwar beginnen einzelne in ihrer Umgebung liegende Faserzüge sich mit Mark zu umhüllen, aber noch verwirrt nicht, wie bei älteren Tieren, ein mächtiges Fasersystem die Verhältnisse, auf

deren Demonstration es zunächst hier ankommt. Auf A der Figur erkennen Sie die Vorder- und die Hintersäulen des Rückenmarkes, aber da der Schnitt aus dem Halsmarke stammt, fällt zunächst auf, daß die letzteren der Peripherie viel breiter anliegen als weiter kaudal. Auf *B* weichen diese Hinterhörner auseinander, das dorsale Epithel des Zentralkanals wird zur Bildung der Tela chorioidea verwendet. Nun liegen beiderseits vom Ventrikel graue Massen, bestimmt, wie die Hinterhörner bisher, sensible Nerven aufzunehmen. Auf Fig. *C* ist ein solcher Nerv, der Vagus, der hier mündet, eingezeichnet, nur punktiert,

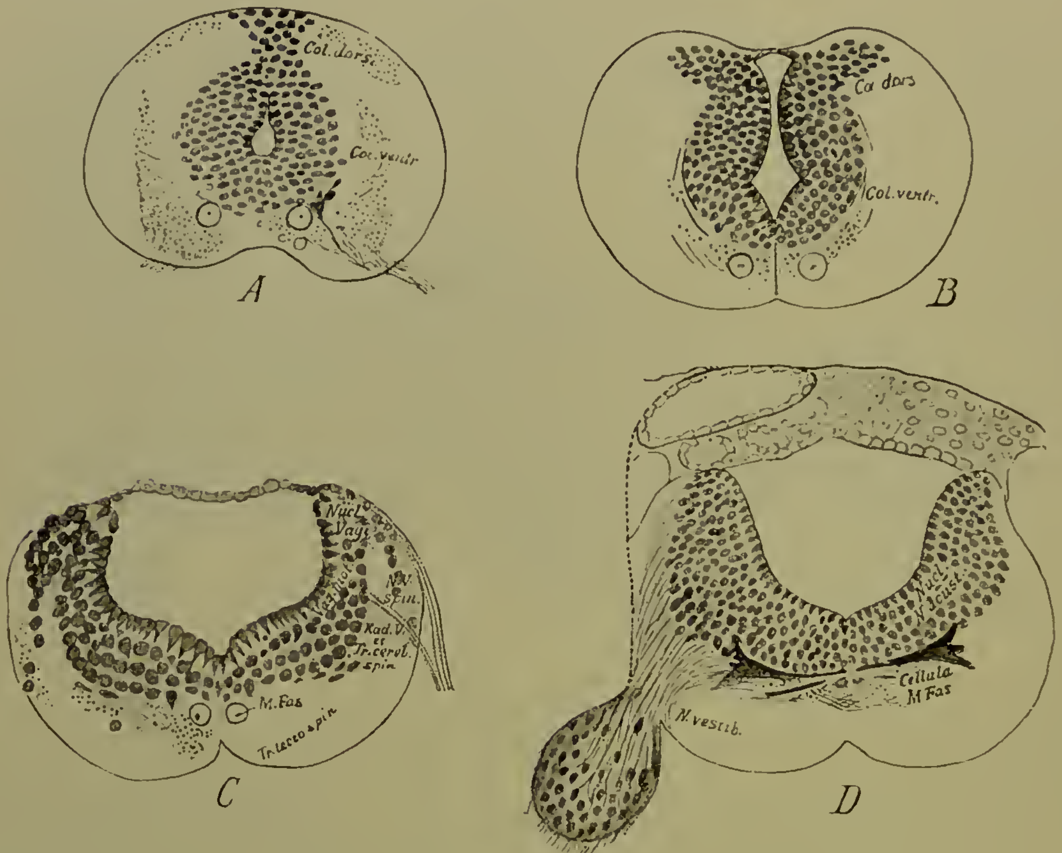


Fig. 44.
Vier Schnitte durch das Mark einer 4 cm langen Larve von Salamandra maculata.

weil er auf einem einzigen Schnitte nicht so vollständig zu sehen war, wie es die Abbildung wiedergibt. Bemerken Sie gleichzeitig die Zunahme der grauen Hintersäule an der Vaguseinmündung. Noch weiter frontal bei *D* mündet der mächtige Akustikus mit einer seiner Wurzeln und nun sehen Sie zwar das Rückenmarksbild völlig verwischt, aber ein einziger Blick rückwärts über die Figuren läßt Sie erkennen, welchem Gebiete die graue Substanz an der lateralen Kante unseres Präparates entspricht.

Die Vorderhörner des Rückenmarkes sind schon auf *B* nicht mehr deutlich, aber hier, und besser noch auf *C*, sehen Sie, daß ihnen noch Fasern entstammen, Auf *A* haben sie den als Hypoglossus fungieren-

den ersten Cervicalnerven abgegeben, dann verschwinden sie bis zum Abducenskerne, dagegen nimmt der Nucleus paracentralis, der jetzt lateral vom Vorderhornrest zu liegen kommt, an Mächtigkeit schnell zü. Auf *C* entsendet er ebenfalls motorische Fasern, aber dorsalwärts laufende, die sich zum Vagus als motorische Wurzeln wenden. Die Zellsäule des Nucleus paracentralis bleibt nun weiter hinauf bestehen, ihr entwachsen höher oben die motorischen Fasern zum Facialis und diejenigen, welche mit dem Trigeminus austreten. So läßt sich an wenigen Bildern zeigen, wie aus dem Rückenmarksgrau dasjenige des verlängerten Markes hervorgeht. Es wird Ihnen nun dieser Uebergang im Prinzipe klar sein.

An eine Kante, welche immer lateral die Akusticuskerne begleitet, setzt der Plexus der Tela an.

Die Rautengrube ist überall in der Mittellinie durch eine Furche eingebuchtet, die sich frontalwärts vertieft und schließlich an der Mittelhirngrenze in den Aquaductus Sylvii übergeht. Neben dieser Medianfurche ist der Boden der Rautengrube immer mehr oder weniger stark durch sagittal der ganzen Länge der Oblongata entlang verlaufende Wülste vorgewölbt. An dem Fig. 45 abgebildeten Durchschnitt von Amia calva sind sie gut zu sehen. Abgesehen von dem medialsten Wulste, der dem langgestreckten Faserzuge, dem Fasciculus longitudinalis dorsalis seine Erhebung verdankt, sind die anderen nur durch lange Endkerne von Hirnnervenfasern gebildet. Diese Säulen von Kernsubstanz sind ganz einfach und klar nur bei Ganoiden und Selachiern, bei Petromyzon sind sie nicht sehr ausgebildet und bei den Teleostiern haben so vielfache Hypertrophien und auch Verwachsungen zwischen rechts und links stattgefunden, daß das Bild oft verwischt wird. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln lassen sich die gleichen langen Endsäulen nachweisen, aber sie sind hier nur angedeutet weil die bei den Selachiern und anderen Fischen großen Nervenendkerne des Vagus, der Lateralnerven und des sensiblen Facialis kaum oder gar nicht mehr vorhanden sind.

Auf Fig. 45 sehen Sie medial das hintere Längsbündel, daran anstoßend die motorischen Kerne des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis, Trigeminus, lateral davon die sensiblen Kerne des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis und endlich, das Ufer der Grube bildend, das von Kleinhirnrinde bedeckte stark ausgebildete Ganglion acusticolaterale. Ganz ähnlich ist der Anblick der dorsalen Oblongatafläche bei Forellen und Hechten. Bei Ganoiden (Accipenser) mehr noch bei den Selachiern schwillt die das Grubenufer bildende Endkernsäule des Acustico-Lateralsystems an ihrem frontalen Ende, vor dem Übergang in das Kleinhirn zu einem länglichen wurstförmigen Gebilde an, das fälschlich als Lobus Trigemini bezeichnet worden ist. Bei Torpedines wölbt sich der Boden der Rautengrube wie ein Kissen gleichmäßig empor. Das ist bedingt durch den kolossalen Ursprungs-Kern für

die Innervation des elektrischen Organs, den Lobus electricus, der alle übrigen Kernsäulen bedeckt. Bei Cyprinoiden endlich ist die Grundfläche des IV. Ventrikels vollkommen umgestaltet worden durch eine Hypertrophie der visceral-sensiblen Endkernsäule. Zwei mächtige, runde Wülste am kaudalen Pole, die „Lobi vagi“, entsprechen den sensiblen Vaguskernen, und zwischen sie schieben sich von vorne her die zu einem gemeinsamen „Lobus impar“ oder „Lobus facialis“ ver-

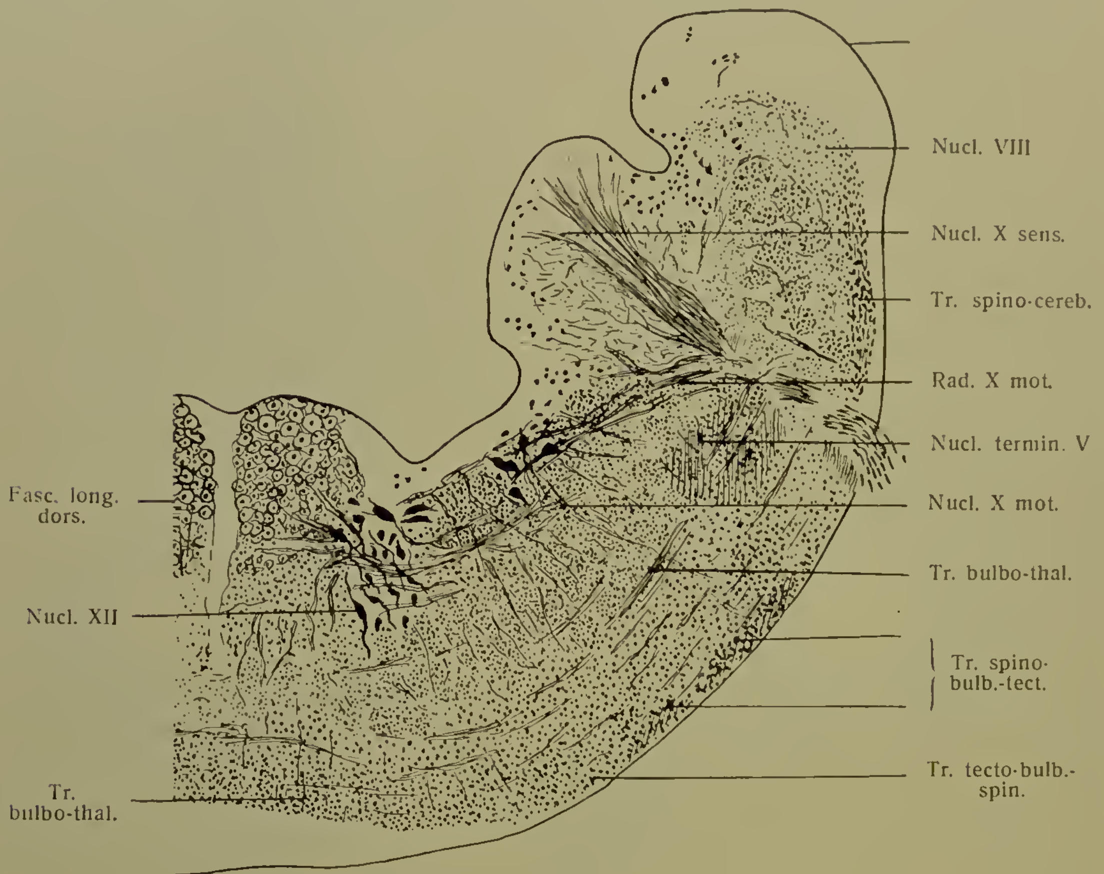


Fig. 45.

Frontalschnitt durch die Oblongata von Amia calva.

Die drei Wülste des Oblongatabodens. Der mittelste ist der Querschnitt des dorsalen Längsbündels, der nächste durchschneidet den Vaguskern und der lateralste gehört dem Octavus-Lateralisgebiet an.

wachsenen sensiblen Facialiskerne hinein. Diese werden dann wieder frontal vom zungenförmigen Kleinhirn begrenzt. Durch die Lobi vagi ist der Acustico-lateraliskern ventralwärts gedrängt und an der dorsalen Oberfläche nicht mehr sichtbar.

Das Querschnittsbild läßt sich leicht aus dem des Rückenmarkes ableiten. Vergleichen Sie zunächst die drei Figuren Nr. 46. Dann lege ich in Fig. 47 einen Schnitt durch den untersten Teil der Oblongata von Cephaloptera, einem großen Rochen, vor. Das Präparat hat in natura etwa den Umfang eines kindlichen Rückenmarkes.

Nun bemerken Sie wieder wie in der vorigen Vorlesung die Ventralsäulen, aus denen hier Nerven stammen, die als spino-occipitale Nerven abgehen und das Gebiet versorgen, das bei höheren Tieren von dem zwölften Hirnnerven, dem Hypoglossus, innerviert



Fig. 46.

Drei Schnitte von Hexanchus. Die motorische Säule geschwärzt.

wird. Bei den Reptilien, Vögeln und Säugern, entspringt der Hypoglossus aus großen Zellen, die beiderseits dicht ventral vom Centralkanal in langer Säule angeordnet sind, bei den Fischen hat sich aber hierfür noch keine so scharfe Trennung von dem Rückenmarksgrau entwickelt. Die Vögel haben übrigens noch einen ventraler liegenden Ursprungskern neben dem dorsalen. Sie nähern sich hierdurch noch den unteren Klassen, wo der Hypoglossus ganz wie ein anderer Spinal-

nerv seine Fasern aus Zellgruppen in verschiedener Lage der Vorderhörner bezieht.

Auch die Dorsalsäulen sind noch sichtbar, aber es wird Ihnen schon schwerer werden, sie denjenigen ähnlich zu finden, welche ich früher am Rückenmarke demonstriert habe. Sie haben sich nämlich sehr verbreitert, sind auseinander gefallen in netzförmig zerstreute graue Substanz und, was sofort auffällt, es sitzt ihnen ein im Querschnitt halbmondförmiger Kern auf. Das Auftreten dieses rinnenförmigen langen Gebildes, welches bis hoch hinauf unter das Kleinhirn reicht, ist charakteristisch für den oberen Rückenmarkabschnitt und die Oblongata. Stärkere Vergrößerung läßt erkennen, daß dieser merkwürdige Kern auf seinem ganzen Verlaufe feine Fasern aus der dunklen Markfasermasse aufnimmt, die seiner Peripherie anliegt und wenn man diese



Fig. 47.

Schnitt durch die Oblongata von Cephaloptera lumpus.

nach oben hin verfolgt, kann man sie bis dahin treffen, wo der Trigeminus aus dem Ganglion Gasseri in das Hirn hinein strömt. Nun erst erkennt man, um was es sich handelt, um ein mächtiges Bündel aus jenem sensiblen Nerven, welches vom Ganglion weithin in das Rückenmark hinabzieht, um dort in dem erwähnten Kerne zu enden. Das Bündel heißt Radix spinalis Trigemini, der Kern an der Spitze des Dorsalhornes (Substantia gelatinosa Rolandi) ist sein Endkern. Medial von diesem Kerne liegen Fasern aus den Hintersträngen. Sie umgeben wieder graue Massen, die, in der Verlängerung der früheren Hintersäulen gelegen, hier als Kerne der Hinterstränge bezeichnet werden. Bei den Vögeln und Säugern ist die Existenz von Kernen, in welche ein guter Teil der von hinten her aufsteigenden Dorsalstrangfasern einmündet, völlig außer Zweifel gestellt und ich verweise gerade hier für das Nähere auf die Darstellung in früheren Vorlesungen, aber auch bei den Cyclostomen, Fischen, Am-

phibien und Reptilien ist die Annahme, daß die erwähnten grauen Massen auch wirkliche Hinterstrangskerne sind, sehr wahrscheinlich. Es fehlen zwar noch die beweisenden Degenerationsversuche; deshalb bezeichne ich bei Cephaloptera diese Kerne nur mit Reserve als Hinterstrangskerne, aber die Analogie in Form und Lage läßt kaum einen Zweifel zu.

Was unseren Querschnitt Fig. 47 noch sehr von demjenigen der früher demonstrierten Rückenmarke unterscheidet, das ist der Umstand, daß überall in dem Raume, der zwischen Vorder- und Hinterhörnern liegt, zahllose Kommissurenzellen aufgetreten sind, Zellen, die ihre mächtigen Axenzylinder zu kleinen Bündeln geordnet hinauf zur Ob-



Fig. 48.

Die visceralen und somatischen Kernsäulen.

Torpedo. Die graue Substanz am kaudalen Oblongataende. Aus den Dorsalsäulen sind mächtige Aufnahmkerne für sensible Hirnnerven hervorgegangen. Die Ventralsäulen entlassen den Hypoglossus, der Nucleus paracentralis den mot. Vagus.

longata, ja bis in das Mesencephalon und das Diencephalon senden. Es handelt sich hier um das mächtige Assoziationssystem, welches kürzeren und längeren Verlaufes einzelne Höhen des Zentralapparates mit dem frontalen Rückenmarkende und auch unter sich verknüpft. Dieses System, das bei allen Tieren an gleicher Stelle vorhanden ist, charakterisiert das Nachhirn und ist wohl geeignet, der Träger jener komplizierten zusammenordnenden Funktionen zu sein, deren Vorhandensein an die Existenz des verlängerten Markes geknüpft ist. In der Figur ist dieses Gebiet als Tractus breves bezeichnet.

Offenbar handelt es sich um eine Zunahme jener schon für das Rückenmark geschilderten Cellulae commissurales und der ihnen entspringenden Bahnen. Ganz wie im Rückenmark existieren hier ge-

kreuzte und ungekreuzte Fasern kurzen Verlaufes. Natürlich nimmt bei solcher Zunahme des ganzes Systemes in der Oblongata jene im Rückenmark noch schmale ventrale Kommissur sehr zu; sie erstreckt sich auf eine längere dorsoventrale Strecke und ist von hier ab bis hinauf unter die Vierhügel als Raphekreuzung zu verfolgen.

Innerhalb der Raphe kreuzen natürlich, ganz wie es auch schon für die Vorderkommissur des Rückenmarkes angegeben wurde, noch eine Anzahl anderer Faserkategorien. Wir werden später von ihnen zu sprechen haben und bemerken an dieser Stelle nur, daß die vorhin erwähnte Verbindung der Hinterstrangskerne mit dem Zwischenhirn als mächtige Faserung bei allen Vertebraten durch die Raphe hindurch zur gekreuzten ventromedialen Peripherie der Oblongata zieht, um hier in die Längsrichtung umzubiegen. — Das Assoziationsfeld der Oblongata ist bei den niederen Vertrebraten ganz ebenso stark wie bei den höchsten entwickelt, wie ein Vergleich der Fig. 47 mit den entsprechenden Figuren des ersten Bandes lehrt. Es handelt sich hier offenbar um die anatomische Grundlage für vital ungemein gleichartige Vorgänge.

Durch das Assoziationsfeld werden die Fasern, welche aus dem Rückenmarke zum Kleinhirn und zum Mittel- sowie Zwischenhirn ziehen, lateralwärts an die Peripherie gedrängt. Sie finden die Lage der Tractus spino-cerebellares und der Tr. spino-tectales et spino-thalamici im Seitenstrang in Figur 45 markiert.

Die Basen der Hinterhörner stehen ventral von den Hinterstrangskernen durch einen eigenen „Kommissurenkern“ Fig. 35, 48, in Verbindung, in dem somatisch-sensible Fasern kreuzen. Dorsal von diesem liegt dicht über der dorsalen Wand des Zentralkanals ein zweiter Kommissurenkern, der bei Fischen hauptsächlich visceral-sensible Assoziationsfasern, bei höheren Vertebraten auch direkte Vagus-Wurzelfasern führt. Degenerationsbilder beweisen, daß bei Selachiern und Säugern, wahrscheinlich auch bei den anderen Vertebraten, auch dorsalste Teile der spinalen Trigeminus-Wurzel in dieser Region ihr Ende finden.

Haben Sie sich einmal das charakteristische Strukturbild der kaudalen Oblongata bei Selachiern eingeprägt, so wird das Verständnis auch für die folgenden Querschnitte Ihnen leicht werden, die noch weitere Details bringen.

An dem Fig. 49 abgebildeten Schnitt von Torpedo fällt zunächst die starke Verdickung der dorsalen Zentralkanalwand auf, deren Grau sich breit an die dorsale Peripherie anlegt. Sie entspricht bereits dem kaudalen Pole des sensiblen Vaguskernes und wird beiderseits flankiert von dünnfasrigen Querschnittsarealen, die neben Hinterstrangsresten auch absteigende Wurzeläste des achten Hirnnerven enthalten. Mit ihnen vereint sich von der ventralen Seite her die dorsale Spino-cerebellarbahn. Medial liegt die spinale Trigeminuswurzel. Der Kern dieser Wurzel, die zerebrale Fortsetzung des Dorsalhorns ist von zahlreichen Längsfasern durchzogen, welche die verschiedenen Höhen des

Kerns miteinander verbinden (Fibr. concomitantes nuclei rad. spin. V.). Eine breite markfaserfreie Zone an der lateralen Peripherie, die sich beiderseits bis nahe an die seitliche Grenze der Ventralhörner heranschiebt, läßt das Areal der Seitenstränge sehr zusammenschrumpfen, während der Vorderstrang gut ausgebildet ist. In der die Vorderstränge trennenden Raphe kreuzen zahlreiche feine Fasern und ziehen dann an der ventralen Peripherie lateralwärts. Zwischen dem Zentralkanal und der dorsalen Vorderstrangspitze ist ein rundliches Bündel

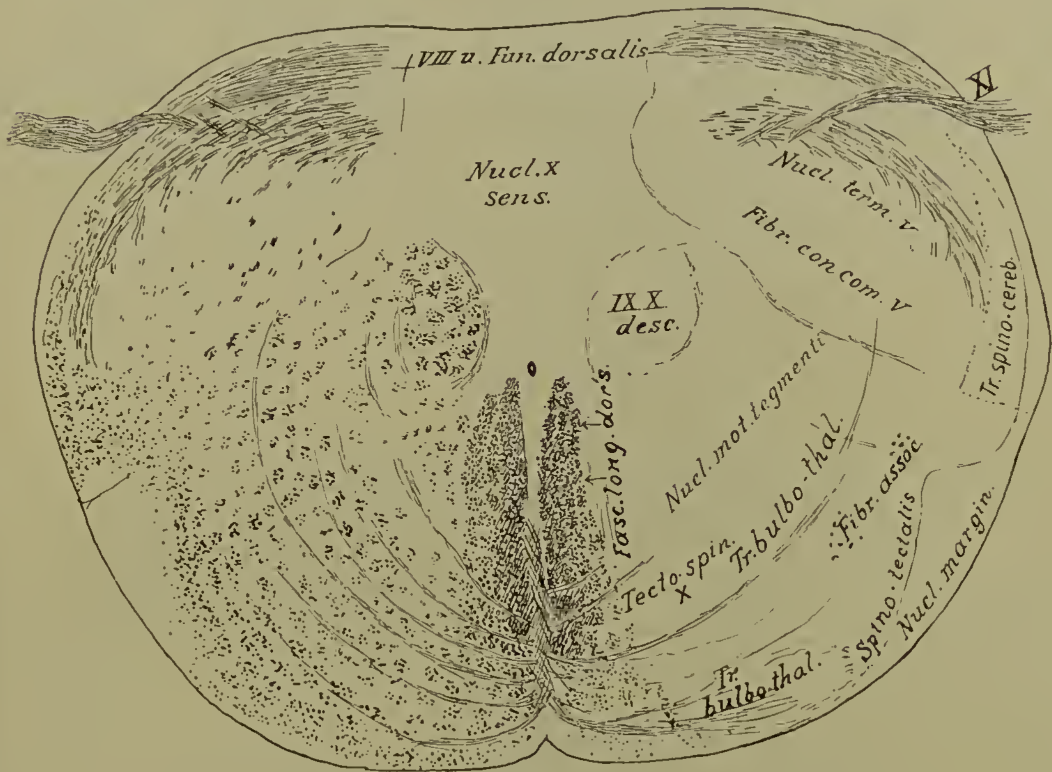


Fig. 49.

Torpedo. Schnitt frontaler als Fig. 48.

stärkster Faserquerschnitte eingelagert, das den kaudalsten motorischen Vaguswurzeln, dem Accessorius der höheren Vertebraten, entspricht.

In gleicher Höhe wie der Schnitt von Torpedo ist der Fig. 50 abgebildete von Amia calva angelegt. Hier umgeben noch Dorsalstrangfasern die Hinterstrangskerne.

Zwischen den Kernen liegt die kommissurelle Aufnahmestätte für den sensiblen Vagus. Sehr deutlich ist der Ursprungskern des mot. Vagus, der hier unten als Accessorius bezeichnet wird. Diese visceral motorische Zellgruppe spaltet sich deutlich von der somatisch-motorischen ab, aus welcher Hypoglossusfasern kommen. Zu beachten wären hier gerade die mächtigen Bahnen aus dem Nucleus motorius tegmenti, welche beiderseits von der Mittellinie herabziehen, namentlich die besonders dicken Fibrae vestibulo-spinales.

Besondere Modifikationen dieses Typus kommen bei einigen Teleostiern vor. So bei den Cyprinoiden, wo die Vaguskerne besonders mächtig werden, oder bei dem fliegenden Exocoetus, wo eben diese Kerne sogar das Trigeminusareal an Größe übertreffen, wo auch ventral noch besonders mächtige Kerne für die Flossenmuskulatur liegen.

Bei den Amphibien (Fig. 51) sind hier, wie auch im Rückenmarke, deutliche Kerne gar nicht abgeschieden, nur einige Verdickungen der aus fast gleichartigen Zellen bestehenden grauen Substanz deuten an, daß ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Der Fig. 52 abgebildete Schnitt durch ein Reptilienmark zeigt wie durch den Wegfall der Hypertrophie des Vaguskernes, die bei den Fischen vorkommt, die Verhältnisse sich etwas einfacher hier gestalten. Der Vaguskern endet hier schon weiter frontal. Nur der motorische



Fig. 50.
Schnitt durch das caudale Oblongataende von Amia calva.

Vagus ist bereits sichtbar in seiner Accessoriusportion. Beachten Sie die mächtigen Trigeminuskerne, welche die Riesenschnauze dieses Krokodiles zu versorgen haben.

Die Oblongata der Vögel ist im Prinzipe ganz gleich gebaut. Nur wird das Bild etwas verwischt, weil die Trigeminusfasern in sehr mächtigen Zügen von lateral her zu der Wurzel dringen. Immerhin werden Sie leicht an dem Schnitte der Fig. 53 die Hinterstrangkerne und die Quintuskerne bemerken. Der Vaguskern spaltet sich hier zuerst in einen dorsalen, mit kleineren und einen ventralen mit großen Zellen. Der letztere setzt sich in den Accessoriuskern fort. Er schließt sich ganz direkt an den Hypoglossuskern an, ein Verhältnis, das (Kappers) für die Stimme wichtig ist, deren Antrieb bei den Vögeln einmal durch den Larynx (Vago-accessorius) dann aber durch den Syrinx an der Teilung der Trachea bedingt wird, der vom Hypoglossus und I. Cerv. versorgt wird.

Der dorsale Vaguskern enthält, wie Versuche an Säugern zeigen, auch visceromotorische Fasern für glatte Muskeln (Atmung, Lunge, Mägen, Herz?).

Fig. 51.

Fig. 52.

Fig. 51. Frontalschnitt durch die Oblongata von Triton.

Fig. 52. Caudales Oblongataende von Alligator lucius.

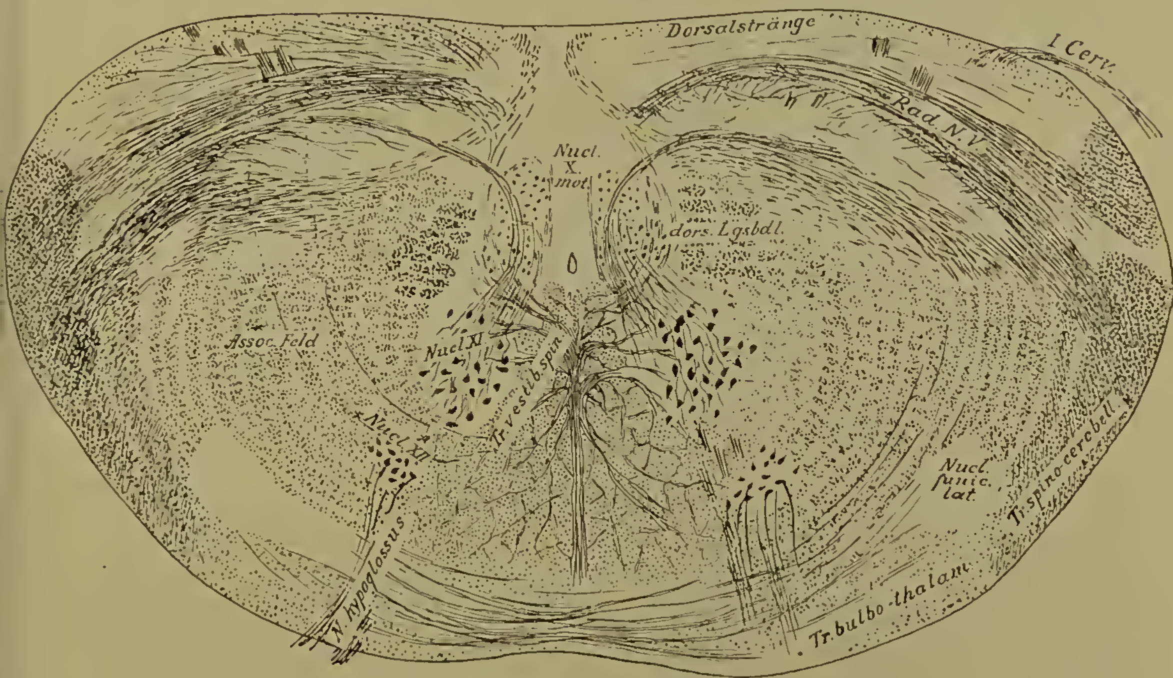


Fig. 53.

Schnitt durch die Oblongata von Struthio camelus, Strauß.

Eine besondere Beachtung verdienen die Vorderstrangfasern, die wir im Rückenmarke kennen lernten. An dem Schnitte durch Cephaloptera liegen sie noch ganz an der gleichen Stelle wie im Rückenmarke. Ein Teil dieser Fasern gerät wohl in die spino-tectale und bulbo-tectale Bahn, die Mehrzahl aber, gerade jene dicken Stränge,

die sofort auf allen abgebildeten Schnitten auffielen, zieht, genau an der gleichen Stelle bleibend, weiter hinauf durch die Oblongata, ja sie nimmt dort noch an Volum zu. Dieses Bündel, Fasciculus longitudinalis dorsalis (posterior) ist bis in die Tiefe des Diencephalon zu verfolgen, aber es scheint zu allen motorischen Kernen, in deren Nähe es auf seinem langen Laufe vorbeizieht, Beziehungen zu besitzen. Es enthält vielleicht auch direkte Wurzelfasern, Degenerationsbilder bei Fischen und Vögeln sprechen dafür. Die Fasern sind vielfach nur kurzen Verlaufes. Bei den Fischen, den Amphibien und den Reptilien ist das dorsale Längsbündel eines der allermächtigsten Bündel der Oblongata. Es zieht als Längswulst neben der Medianlinie am Boden des vierten Ventrikels dahin, wie Sie z. B. bei dem Stör (Fig. 43) sehr gut sehen. Wir werden ihm wieder begegnen, wenn wir von den Verbindungen der Oblongata sprechen. Am dorsalen Pole des dorsalen Längsbündels verlaufen bei den wasserlebenden Tieren jene früher geschilderten dicken Fasern aus der Akustikusgegend zur Schwanzmuskulatur, die Fibrae vestibulo-spinales. Sie erkennen sie gut auf den meisten der heute demonstrierten Schnitte und sehen auch auf Fig. 44 *D* die Kreuzung und einen Teil der großen Zelle, zu welcher jederseits die Faser in Beziehung tritt.

Siebente Vorlesung.

Oblongata und Hirnnervenkerne. Das Vagusgebiet.

M. H.: Die vorige Vorlesung hat Ihnen gezeigt wie die Veränderungen, welche die Oblongata im Vergleiche zum Rückenmarke aufweist, ganz wesentlich durch die Eigenapparate der Hirnnerven bedingt sind, die sich hier einlagern. Diese „Hirnnervenkerne" werden frontalwärts noch größer und bilden mit den ihnen entstammenden Bogenfasern, welche die Mittellinie kreuzend zu frontaleren Zentren hinauf ziehen, die Hauptmasse des verlängerten Markes. [1])

Das Studium der Nervenkerne in der Oblongata ist wieder einmal sehr lehrreich für die Anschauung die ich Ihnen früher vorgetragen, daß nämlich nicht die Rede von einem durchweg höher oder tiefer entwickelten Gehirn in der Tierreihe sein kann. Nur einzelne Hirnteile sind bald da, bald dort mehr ausgebildet, und diese Ausbildung hängt keineswegs etwa von der Stellung eines Tieres in der phylogenetischen Reihe ab, sondern ganz allein von den Bedürfnissen, resp. den somatischen Eigenschaften, die ein Tier etwa auf dem oder jenem Gebiete erworben hat. Sie werden später sehen, daß z. B. die Knochenfische

1) Was wir bisher über die Hirnnervenursprünge bei niederen Vertebraten wissen, bedarf, weil es fast ausschließlich durch das Studium einfacher Schnittbilder gewonnen ist, durchaus der Nachprüfung auf experimentell-degenerativem Wege. Doch verfügen wir bereits über einige derartige Untersuchungen.

ein ungemein einfaches Großhirn besitzen, einen Hirnteil, der mit dem gleichen des Menschen gar nicht mehr vergleichbar ist; aber diese Tiere besitzen nicht nur sehr viel mächtigere Endstätten für den Sehnerven als irgend ein Säuger, sondern es haben auch die meisten Nervenkerne in ihrer Oblongata eine solche Ausbildung und eine solche Kompliziertheit erfahren, daß die gleichen Teile von Vögeln, Reptilien und Säugern im Vergleich zu ihnen sehr einfach und klein nur erscheinen.

Die anatomischen Bilder der Hirnnervenkerne variieren also sehr durch die ganze Tierreihe hindurch. Dennoch will ich versuchen, hier einiges von dem mitzuteilen, was allen im Prinzipe gemeinsam ist. Weil die Anlage dieses Buches ein Eindringen in die zahlreichen Details verbietet, so sollen neben dem Typus nur solche Verhältnisse hervorgehoben werden, welche ein besonderes morphologisches oder physiologisches Interesse bieten.

Wenn man die Kopfnerven nur nach ihren zentralen Ursprungsverhältnissen betrachtet, dann findet man durch die ganze Tierreihe hindurch eine erstaunliche Gleichartigkeit. Fische haben z. B. ganz die gleichen Hirnnervenursprünge wie die Säuger. Nur die relative Größe der einzelnen Kerne, dann die Art, wie die Wurzeln abgehen, variiert nicht wenig. Es finden auch die verschiedenartigsten Zusammenlegungen der Wurzelfasern statt, und es ist die richtige Benennug der an der Außenseite des Gehirnes bei niederen Wirbeltieren sichtbar werdenden Nervenfasern eine Aufgabe, an der die vergleichende Morphologie noch immer arbeitet.

Bisher wurde an der historischen Einteilung in 12 Hirnnerven festgehalten und das soll auch aus didaktischen Gründen im folgenden weiter geschehen. Es weist aber hier und da die Zahl der Ganglien, aus denen ein Nerv in das Gehirn eintritt, oder die Anordnung der Wurzeln oder auch der Verbreitungsbezirk darauf hin, daß manche anscheinend einheitliche Nerven mehreren Metameren angehören, also aus mehreren Nerven zusammengeflossen sind. Vielfach werden wir auch Nerven kennen lernen, bei denen der dorsale Abschnitt, der rezeptorische Teil, reduziert, oder auch im Verhältnis zum ventralen hypertrophiert erscheint. Dorsale und ventrale Teile sind an den Hirnnerven keineswegs so gleichartig ausgebildet wie an den Spinalnerven.

Noch ein Umstand macht die Deutung der zentralen Hirnnervenursprünge bei den niederen Vertebraten sehr schwierig. Es treten nämlich mit einzelnen Nerven Fasern heraus, welche Kernen entstammen, die entfernt liegenden Nerven angehören. So enthält z. B. der Vagus bei den Fischen Fasern für den Hautsinnesapparat der Leibeswand, welche aus dem Acustico-lateraliskerne stammen. Derartiges kommt bis hoch hinauf in die Tierreihe vor. Die Geschmacksfasern im menschlichen Trigeminus lassen sich z. B. in den Endkern des Glossopharyngeus verfolgen.

Die Arbeiten von Gaskell fortsetzend, haben namentlich Strong, Kingsbury, C. J. Herrick und Johnston versucht an die Stelle der bisher rein anatomisch vorgenommenen Gliederung der Oblongata eine funktionelle Einteilung zu setzen.

In den Hirnnerven sind nämlich nicht nur die einzelnen Faserqualitäten sehr ungleich vertreten, wie etwa im Vagus fast nur viscerosensible Elemente vorhanden sind, es trennen sich auch im Centralapparat ihre Endigungen viel mehr als im Rückenmarke voneinander. Dann kommt es vor, daß — bei Fischen wenigstens — diese visceralsensiblen, somatisch-sensiblen usw. Endapparate besonders hypertrophieren. So können sie als Pfadführer benutzt werden, um die funktionellen Einzelelemente der Oblongata zu ermitteln. Freilich setzt das voraus, daß an Schnitten durch ganze Tiere — solche haben die oben erwähnten Autoren studiert — mit besonderer Sorgfalt die Nerven vom Centrum bis in die Peripherie verfolgt werden.

Haben wir später bei der Schilderung der einzelnen Hirnnervenapparate auch mancherlei zu modifizieren und auch nachzutragen, so soll hier doch zunächst das Prinzipielle über die einzelnen Kernsäulen mitgeteilt werden.

1. Die somatisch-motorischen Hirnnervenfasern entspringen in der frontalen Fortsetzung der Ventralsäule des Rückenmarkes, die in der Oblongata den Hypoglossus-, Abducens-, Trochlearis- und Oculomotoriuskern bildet. Schon bei den meisten Fischen, sicher aber bei allen höheren Vertebraten rücken diese Kerne mehr dorsalwärts. S. Fig. 46.

2. Als Endkern somatisch-sensibler Fasern ist hauptsächlich die Fortsetzung des Hinterhorns in die Oblongata anzusehen, die wir bereits als Kern der spinalen Trigeminuswurzel kennten lernen, wahrscheinlich kommt aber auch ein Teil der Hinterstrangskerne für diese Fasern in Betracht.

3. Der visceral-motorische Hirnnervenanteil hat seinen Ursprung in der cerebralwärts mächtig anschwellenden Fortsetzung der Kerngruppe des Nucleus paracentralis in der lateralen Wand des spinalen Zentralkanals. Diese Kernsäule differenziert sich zum motorischen Vagus-Glossopharyngeus-Facialis-Trigeminuskern und bleibt, so weit sie die glatte Muskulatur versorgt, stets dem Boden des zur Rautengrube erweiterten Zentralkanals benachbart. Auch bei den Säugern behält der dorsale Anteil jener Kerne seinen visceral-motorischen Charakter bei; die vom ventralen versorgten Muskeln, z. B. die Stimmbandmuskulatur des Menschen, erhalten mehr und mehr somatischen Charakter. Sie geraten dann etwas mehr ventral, aber ihre Axenzylinder streben weiter nach den visceral sensorischen Fasern des Vagus. Sie müssen deshalb dorsal ziehen und im wohlbekannten Knie lateral zum Austritt abbiegen. Das Gleiche tritt dann beim Facialis ein.

4. Die visceral-sensiblen Hirnnervenfasern endigen in der Fortsetzung des dorso-lateralen Wandungsgrau des Zentralkanals, das sich

stark vergrößert und differenziert. Wir werden ihm bei Fischen als Nucleus commissuralis, als Lobus vagi, Lobus facialis und bei höheren Vertebraten als Kern der spinalen Vagus- und Glossopharyngeuswurzel begegnen.

5. Die Kerne des Acustico-lateralsystemes gehören der Oblongata allein an. Nur in den allerobersten Rückenmarksteil ziehen bei einzelnen Tieren noch hierher gehörige Fasern. Sie bilden im verlängerten Marke die lateralste Zellsäule und reduzieren sich von den Reptilien ab auf das Akustikusfeld. Dieses System steht in so überaus enger Beziehung zum Kleinhirne, daß es an seinem frontalen Ende von Kleinhirnformation organisch bedeckt wird — Crista cerebellaris. Es wäre möglich, daß im Rückenmarke die Clarkeschen Säulen funktionell ihm zuzurechnen sind.

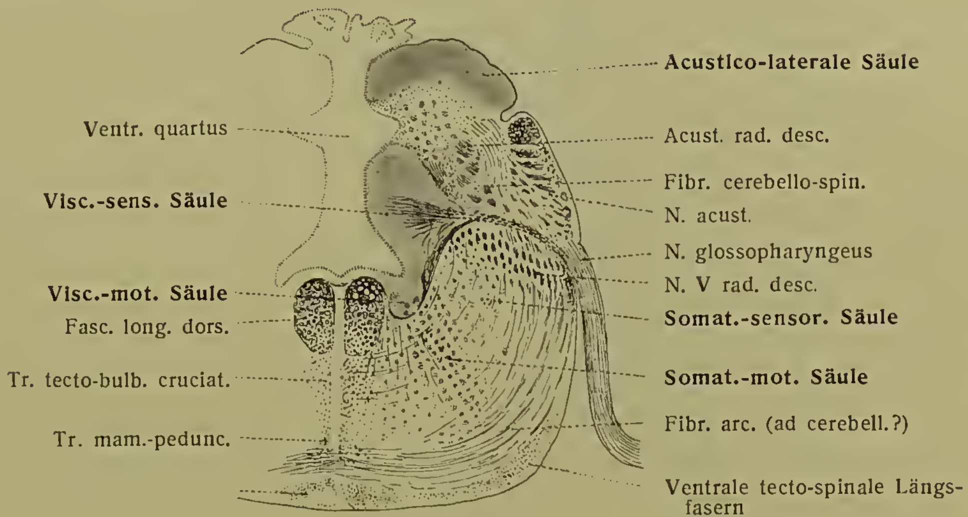


Fig. 54.

Oblongata von Scyllium canicula (Hai). Die Kernsäulen fett bezeichnet.

Es ist schon in der vorigen Vorlesung erwähnt und wird in dieser und einer späteren noch näher zu behandeln sein, wie außerordentlich bei verschiedenen Klassen die Entwicklung bald des einen bald des anderen dieser Systeme wechselt. Schon bei den Säugern konnte gezeigt werden wie etwa bei den Mäusen mit ihren Tasthaaren der somatisch-sensible dem Trigeminus angehörende Endkern enorm anschwillt oder wie bei den Fledermäusen und den schwimmenden Säugern der statische Apparat sich verhältnismäßig vergrößert. Das geht nun durch die ganze Tierreihe durch. Wir werden Hypertrophien und Atrophien auf allen Kerngebieten begegnen und haben ja in der vorigen Vorlesung im Lobus vagi der Teleostier eine solche Hypertrophie und im Gebiete des Acustico-lateralis bei den Reptilien Atrophien bereits kennen gelernt.

Dieser Eigenapparat ist nun in sich und mit höheren Zentren verbunden, ganz wie wir das vom Rückenmarke bereits erfahren haben.

Es gibt 1. lange Assoziationsbahnen, welche die verschiedenen Höhen je eines Kernes in sich verknüpfen, meist Züge, die dem Kerne selbst dicht an- und eingelagert sind. Dann kennen wir 2. Kommissurenbahnen zwischen den rechts- und linksseitigen Kernen und schließlich kommen Reflexbahnen vor, die direkt, manchmal, wie es scheint, auch mit Einschaltung anderer Zellen aus sensiblen Endgebieten zu Ursprungsstätten motorischer Kerne führen. All das bedingt schon eine gehörige Fasermasse. Dazu sind aber gerade bei den niedersten Vertebraten die Verbindungen mit höheren Zentren, speziell mit dem Mittelhirndache aber auch mit dem Zwischenhirne sehr kräftig entwickelt.

Die sensiblen Hirnnerven verlaufen immer, wenn sie einmal aus Ganglien in die Oblongata eingetreten sind, über relativ große Areale derselben kaudalwärts. Diesen absteigenden Wurzeln liegt die Endkernsäule dicht an und in diese entleeren sie ihre Fasern allmählich. Solchen absteigenden Wurzeln und solchen Endkernen sind wir schon am frontalen Ende des Rückenmarkes begegnet.

Das Verhältnis ist analog dem der Dorsalwurzeln im Rückenmarke. Sie erinnern sich und wollen auch Fig. 17 nochmals betrachten, daß nur ein kleiner Teil der Wurzel sofort in der grauen Substanz verschwindet, während ein größerer erst eine Strecke hirnwärts, ein kleinerer auch eine Strecke kaudalwärts zieht, ehe er endet; die Dorsalstränge des Rückenmarkes bestehen ja im wesentlichen aus solchen auf- und absteigenden Wurzelbahnen. An den sensiblen Hirnnerven tritt das gleiche Verhältnis in noch sinnfälligerem Maße hervor. Aus den mächtigen Ganglien senken sich hier die Wurzeln in die Oblongata und dort, einmal eingetaucht, wenden sie sich zu geringem Teile frontalwärts, ehe sie enden, zu weitaus größerem aber kaudalwärts. So entsteht im lateralen Gebiete des verlängerten Markes ein mächtiges Areal, das sensible Wurzelfeld (Fig. 56), welches ausschließlich zusammengesetzt ist von solchen absteigenden Wurzeln. Neben ihnen liegt immer etwas graue Substanz, in welcher sie sich allmählich erschöpfen. An dem Horizontalabschnitt durch ein Haigehirn, den ich hier (Fig. 55) demonstriere, sehen Sie z. B., welch ein breites Areal die aus dem Ganglion Gasseri rückenmarkwärts absteigenden Wurzelbündel einnehmen. Mit ganz geringen, bei einzelnen Arten vorkommenden Ausnahmen, haben alle sensiblen Hirnnerven solche absteigende Bahnen.

Die Lagerung der Wurzeln im sensiblen Wurzelfelde ist derart, daß eigentliche Überkreuzungen kaum vorkommen. Die eintretende Wurzel legt sich entweder dorsal oder lateral von derjenigen an, welche aus kaudaleren Abschnitten aufsteigt. Da, wo auf engem Raume viele Wurzeln gleichzeitig eintreten, im Akustikusgebiete, drängt die eintretende alle anderen medialwärts, ganz wie Ihnen das von den Rückenmarkshintersträngen der Säuger her bekannt ist.

Die geschilderten Verhältnisse sind am mächtigsten ausgebildet bei den Fischen, wo das sensible Wurzelfeld einen sehr wesentlichen Bruchteil des ganzen Oblongataquerschnittes einnimmt. Doch sind sie überall noch bis zu den Säugern hin nachweisbar. Dort spielen allerdings die absteigenden Wurzeln des Acusticus, des Glossopharyngeus und Vagus neben der mächtigen Trigeminuswurzel nur eine bescheidene Rolle.



Fig. 55.
Horizontalschnitt durch die Oblongata von Scyllium canicula, zur Demonstration der absteigenden Trigeminuswurzel.

Wir wollen die Hirnnerven einteilen in eine caudale Gruppe, zu welcher der Hypoglossus, der Accessorius und der Vagus samt dem Glossopharyngeus gerechnet seien, und in eine frontale, welche den Facialis, den Abducens, den Acusticus und den Trigeminus umfaßt. So gewinnen wir den Vorteil, zunächst einmal die einfacher gebauten Kerne studieren zu können, ehe wir uns Regionen zuwenden, welche durch den Eintritt der zwei mächtigsten Nerven des Hinterhirnes, des großen Gefühlsnerven für den Kopf und des Gleichgewichtsnerven zu den kompliziertesten Hirnteilen geworden sind.

Die frontale Verlängerung der somatischen Säule entsendet am Anfange der Oblongata den Nervus hypoglossus.

Die Kerngruppe liegt bei Fischen so ventral wie die Vorderhörner und rückt erst bei den Reptilien dorsaler. Noch bei den Vögeln sind aus mehreren Stellen dieser dorsalwärts gehenden Verschiebung Hypoglossusfasern abzuleiten, erst bei den Säugern ist der Hypoglossuskern ganz dorsal an den Rautengrubenboden geraten. Kappers.

Nur dieser motorische Teil ist bekannt. Wir wissen aber aus der 3. Vorlesung, daß mindestens bei Selachiern und Amphibien, dann aber auch beim embryonalen Säuger dorsale Hypoglossuswurzeln

vorkommen, die aus einem echten Ganglion in das Mark hineinziehen. Der sensorische Endkern dieses dorsalen Hypoglossusanteiles ist noch unbekannt.

Auch die viscero-motorische Säule gibt am Anfange der Oblongata, ja schon im frontalen Rückenmarke, eine nach den Klassen recht wechselnde Zahl von Wurzelfasern ab die seitlich, nicht ventral wie die Hypoglossuswurzeln, abgehen. Die kaudaleren sind meist zu einem eigenen Stamme geschlossen, dem Nervus accessorius (Fig. 57). Eine scharfe Trennung zwischen motorischen Vaguswurzeln und Accessorius ist namentlich bei den niederen Vertebraten kaum zu machen. Erst bei den Reptilien und Vögeln ist der Nerv deutlich vom gemischtfaserigen Vagus zu scheiden, bis dahin aber bildet er den kaudalsten Abschnitt der Vaguswurzeln.

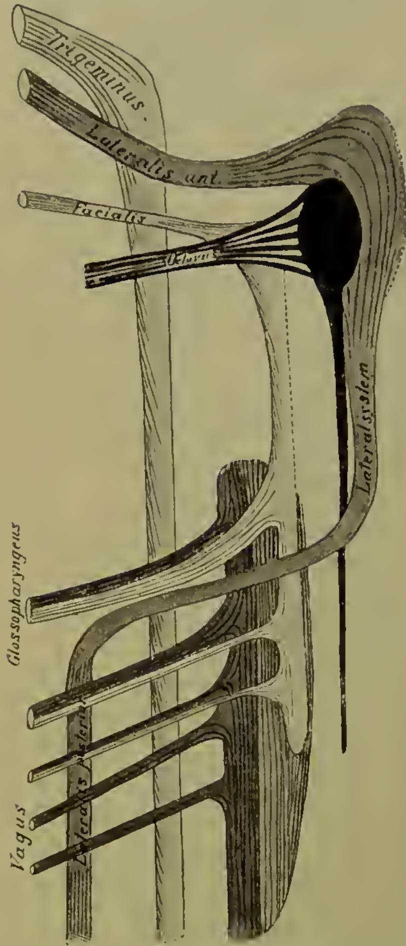


Fig. 56.

Schema. Ansicht des sensiblen Kernapparates der linken Oblongatahälfte. Das Wurzelfeld.

Schon oben ist dargelegt worden, daß die zahlreichen Wurzeln, welche sich in langer Reihe aus der Seitenwand der Oblongata loslösend zum Vagusstamme einen, sehr verschiedenartige Bedeutung bei verschiedenen Tieren haben. Die Hauptmasse sind jedenfalls rezeptorische Fasern, aus den Eingeweiden viscero-sensible. Dazu kommen viele viscero-motorische Fasern und schließlich gesellt sich den Wurzeln bei den wasserlebigen Tieren ein Teil des Lateralisnerven zu. Es ist der für die Seitenlinie des Rumpfes bestimmte, während der für die Kopfkanäle bestimmte mit dem Facialis austritt. Über die Gehörblase hinweg verläuft ein Verbindungsast zwischen dem Kopf- und dem Rumpfteil dieses Lateralsystemes. Bei vielen Fischen verlaufen auch mit den Vaguswurzeln Fasern aus dem sensiblen Facialis, speziallisiert viscero-sensible Bahnen, die später zu besprechen sind. Sie sind im Schema Fig. 56 aufgenommen.

Der Vagus tritt überall am dorsolateralen Rande der Oblongata aus der Gruppe von Ganglien, die als Ggl. jugulare bezeichnet wird, an diese heran. Er durchbohrt die Faserung, welche ihm hier im Wege liegt, so die aus den Hinterstrangkernen stammenden Fibrae arcuatae internae, dorsal von der hier aufsteigenden spinalen Quintuswurzel und endigt in einer immer ansehnlichen grauen Masse, die

direkt in Fortsetzung der Stelle liegt, welche etwa dem Grau entspricht, wo im Rückenmarke die Dorsalhörner inserieren, also der

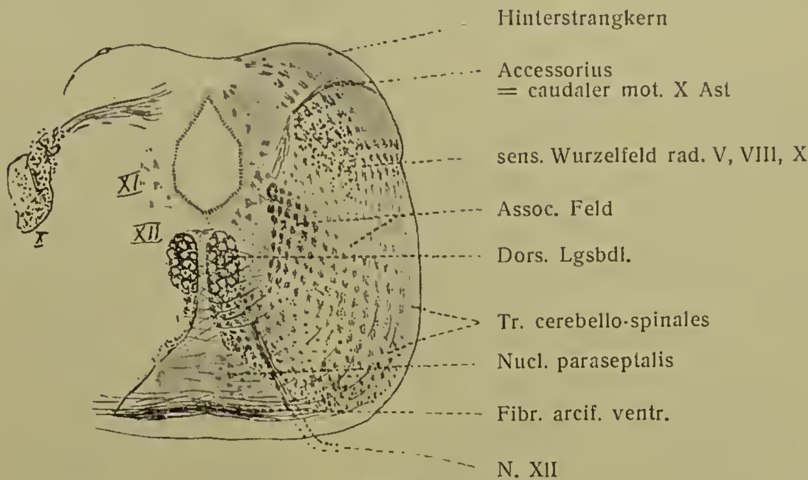


Fig. 57.

Frontalschnitt durch die Gegend des Hypoglossus- und Accessoriusursprunges von Scyllium canicula.

lateralen und dorsalen Umgebung des Zentralkanales. Sie haben ja schon erfahren, daß bis zu den Amphibien hinauf in diesem Grau, der visceral-sensiblen Endsäule Vagusfasern enden. Bei den Selachiern,



Fig. 58.

Cephaloptera lumpus-Rochenart. Endigung des sensiblen Vagus in dem dorsolateralen Kerne, Ursprung des motorischen Vagus. Zwischen beiden sensiblen Kernen eine beiden gemeinsame Zellmasse, der motorische Elemente eingelagert sind.

Ganoiden, Amphibien, Reptilien und Vögeln entstehen dann beiderseits von der Mittellinie und von dieser fast nur durch das dorsale Längsbündel getrennt, in der Oblongata echte Kernsäulen zur Auf-

nahme der Vagusfasern. An dem Sagittalschnitte durch Chimaera (Fig. 167) ist ihr Wulst, der zur Aufnahme der einzelnen Wurzeln je etwas anschwillt und deshalb höckerig aussieht, gut zu sehen ebenso an der Aufsicht des Fig. 163 abgebildeten Störgehirnes. Den Typus auf Querschnitten geben Fig. 58 und Fig. 61 wieder.

Da der Vagus mit vielen Wurzeln eintritt und immer in einer Kernsäule endet und da alle diese Wurzeln, ganz wie die Dorsalwurzeln des Rückenmarkes absteigende Bündel zu kaudaleren Teilen des Grau entsenden, begegnet man auf allen Schnitten durch diese Gegenden medial von der absteigenden Trigeminuswurzel auch quergetroffenen absteigenden Vaguswurzeln im sensiblen Felde. Sie liegen ventral vom Vagusfelde und lassen sich dadurch, daß sie nicht wie die zu höheren Zentren ziehenden sekundären Bahnen auf die andere Seite kreuzen, wohl aus der Summe der vorhandenen Fasern abscheiden.

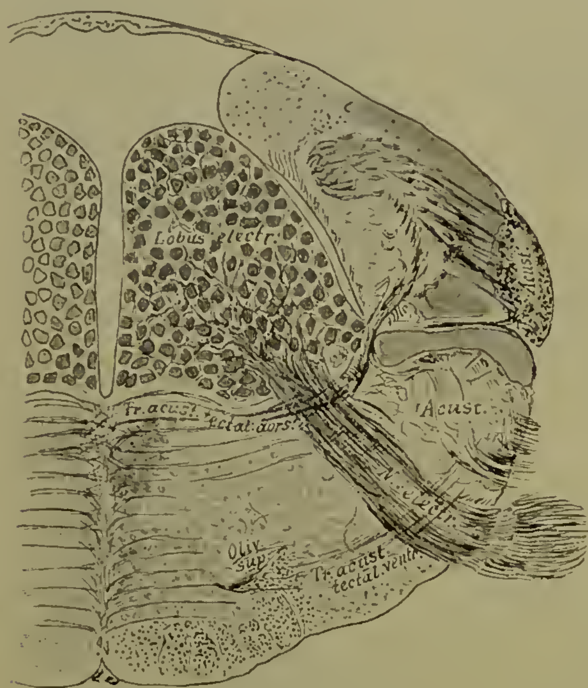


Fig. 59.

Oblongata von Torpedo. Schnitt in der Gegend der Vaguskerne. Man sieht außer den eintretenden Acusticusfasern und deren Kern noch dorsal von dem letzteren den elektrischen Lappen, aus dem sich zahlreiche Fasern entwickeln, welche ein wenig frontal von der abgebildeten Schnitthöhe austreten.

Die motorischen Vagusfasern stammen aus zwei Zellgruppen. Einmal aus der ventralen, die seitlich von den Hypoglossuskernen liegt und in den bisher gegebenen Abbildungen mit XI. bezeichnet ist und dann bei niederen Vertebraten in sehr wechselnder Menge aus einem etwas dorsaler gelegenen Kerne. Beide sind bis hinauf zu den Säugern zu verfolgen. Hier allein sind sie funktionell studiert. Es hat sich ergeben, daß der ventralen Gruppe die Kehlkopfnerven, der dorsaleren die motorischen Fasern für Herz und Atmung entstammen.

Der ventralere motorische Vaguskern ist die bulbäre Fortsetzung der Seitenhornzone des Rückenmarkes und sendet seine Wurzelfasern nach der gleichen und, wenigstens bei Fischen, auch nach der gekreuzten Seite. Die Kreuzung erfolgt gewöhnlich nahe dem Rautengrubenboden.

Die starke Entwicklung des dorsalen motorischen Vaguskernes bei Petromyzon — bei Myxine ist er sehr viel kleiner — läßt den Verdacht aufsteigen, daß wir es hier mit einem noch anderen Zwecken bestimmten Kerne zu tun haben, vielleicht mit dem eines elektrischen Nerven. Bei den Rochen nämlich entwickelt sich aus dem dorsalen

Vaguskerne ein enormer Nervenkern, welcher weit hinauf in den Hohlraum des vierten Ventrikels ragend, dem elektrischen Nerven jederseits Ursprung gibt. Dieses paarige, vorn manchmal zusammengewachsene Gebilde enthält neben einigen kleineren multipolaren Zellen eine große Menge ganz ungeheurer Ganglienzellen, die alle ihren Axenzylinder hinaus in den elektrischen Nerven senden. Es ist bei unserer heutigen Kenntnis der Kerne im Selachiergehirn schwer, ihm eine sichere Position zu geben, aber es spricht die größere Wahrscheinlichkeit dafür, daß es sich hier um nichts anderes handelt als um die Hypertrophie des visceral-motorischen Vaguskernes. Das elektrische Organ der Rochen geht aus umgewandelter Kopfmuskulatur hervor. Engelmann konnte sogar neuerdings zeigen, wie sich seine Platten ganz direkt aus der Plattenformation der quergestreiften Muskeln entwickeln. Die aus dem Lobus electricus entspringenden Nerven gesellen sich dem Vagus, Glossopharyngeus und Facialis bei (Ewart).



Fig. 60.
Vaguskerne von Alligator missisip.



Fig. 61.
Zwei Schnitte aus der Oblongata eines Cyprinoidenjungfisches. Vaguswurzeln.

Bei allen Fischen gibt es auch motorische Wurzelfasern, die aus weit rostral vom Vagusaustritt gelegenen Zellen stammen, wie das an Petromyzon Fig. 81 zu sehen ist.

Im allgemeinen ist der Vaguskern und sein Apparat überall der gleiche, wie es z. B. auch ein Blick auf das Fig. 60 gegebene Bild vom Alligator lehrt.

Aber bei einigen Teleostiern, namentlich bei den Cyprinoiden, ist dieser Typus sehr verwischt dadurch, daß sich, wie im Schema Fig. 56 angenommen,

dem Vagusapparat noch Fasern aus einem spezial viscerosensiblen Apparate beigesellen. Öffnet man ein solches Gehirn, so erblickt man nicht wie sonst die Rautengrube frei, sondern es ist mitten über sie hinweg ein Tumor gelagert, welcher die seitlichen Vaguskernsäulen zudeckt, mit ihnen auch frontaler verschmilzt. Dieser Tumor nimmt Fasern eigener Art auf, die teils mit dem Facialis, teils mit Vagusaesten ihm zustreben. Schnitte durch diesen Lobus N. facialis finden Sie Fig. 75, 76 abgebildet.

Die Einlagerung der Facialisanteile vermehrt natürlich das Volumen des ganzen Apparates. Sie ist, wie C. J. Herrick, der sie speziell untersucht hat, meint, dadurch bedingt, daß dem sensiblen Facialis die Endfäden aus zahlreichen Apparaten vom Bau der Geschmackbecher zufließen. Daß das wirklich, wie Herrick meint, Geschmacksorgane sind, ist unwahrscheinlich, denn diese Fische schlucken ihre Nahrung meist unzerkaut und jedenfalls sehr schnell hinab, bedürfen also, selbst wenn Geschmacksinn für gelöste Dinge nachgewiesen ist, keines so umfangreichen Apparates für denselben.

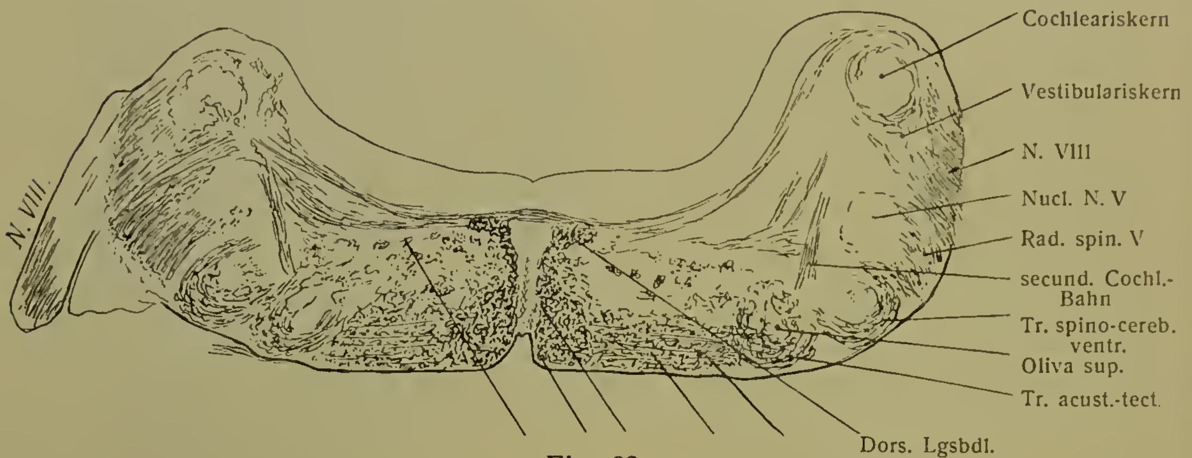


Fig. 62.
Octavuskern von Rana.

Ähnlich sollen die Dinge bei einem Siluroiden nach C. J. Herrick liegen. Bei Gadus kommt es nicht zu eigener Lappenbildung; die mit dem Facialis eintretenden Fasern lagern sich dem Lobus vagi seitlich ein, diesen verstärkend.

Die Vaguskerne selbst sind wenig stärker als bei anderen Fischen, aber die graue Kommissur, die ihre kaudalen Enden unter einander verbindet, ist, wie Fig. 61 A zeigt, recht stark entwickelt. Sie heißt Commissura infima, auch Haller'sche Commissur.

Der Vaguskern der Cyprinoiden besitzt eine konzentrische Anordnung seiner Zellen und Fasern in mehrere Schichten, die wohl durch die Masse der eindringenden Fasern selbst bedingt sind.

Die frontalsten sensiblen Wurzeln des Vaguskomplexes verlaufen von den Amphibien ab als getrennter Nerv — Glossopharyngeus. Bei den Fischen sind sie nicht oder nur wenig von den übrigen Wurzeln geschieden. Hier enden sie zumeist im Grau nahe ihrer Eintrittsstelle, bei den anderen Vertebraten aber besteht gerade der Glossopharyngeus aus weithin hinabziehenden Fasern, deren Endpinsel in dem Grau bis in den Bereich der ersten Cervicalnerven sich erschöpfen. Sie verlaufen mit den absteigenden Vagusbahnen und bilden so die gemeinsame Radix descendens vagi et glossopharyngei.

Dieser ganze Apparat des Vagus besitzt in seiner Mächtigkeit natürlich auch relativ starke Assoziationsbahnen. Sie sind wesentlich bei den Teleostiern studiert, weil sie hier ganz enorme Bündel bilden.

Zunächst verlaufen innerhalb der Kerne und seitlich von ihnen intranucleare dünnfaserige Züge, im Wesen den Fasern gleich, welche einzelne Rückenmarkshöhen unter einander verbinden. Ob auch commissurelle Assoziationsbahnen da sind, ist unentschieden. Es gibt zwar viele die Vaguskerne ventral verlassende und in dichten Bogenfasern zur anderen Seite ziehende Bahnen, noch aber haben nicht Degenerationsversuche gezeigt, wohin diese im Vagusfelde die ganze Oblongata charakterisierenden Züge schließlich gelangen.

Bei den Cyprinoiden entwickelt sich aus den Lobi vagi jederseits ein ganz lateral bleibender mächtiger Faserzug, der frontalwärts zieht und in einen großen Kern des Kleinhirnes direkt und kreuzend eintritt. Dieser „Rindenknoten" (Mayser) soll später nähere Beschreibung finden. Der Faserzug ist Fig. 107 abgebildet. Seine Bedeutung ist noch nicht sicher. Da er aber nur bei den Cyprinoiden so mächtig ist, wird er wohl irgendwie dem Endapparate geschmackbecherähnlicher Körper dienen, welche die Hypertrophie des ganzen Vaguskernes dort veranlaßt haben. Herrick und Johnston, welche den Zug besonders studiert haben, halten ihn für eine zentrale viscero-sensible Bahn.

Achte Vorlesung.

Die Oblongata. Der Acusticus und der Vestibularapparat. Der Nervus Lateralis.

Dorsal und frontal von der Stelle, wo die Glossopharyngeus-Fasern die laterale Peripherie der Oblongata verlassen, finden die starken Wurzeln des Nervus Octavus (Acusticus) ihr Ende. Die Untersuchungen der letzten Jahre haben den Acusticus bei den Säugern und Vögeln endlich besser verständlich gemacht, aber bei den niederen Tieren sind wir noch immer vorwiegend auf Schnittbilder angewiesen. Erst Wenige haben versucht, diesen so überaus komplizierten Nerven degenerativ oder entwicklungsgeschichtlich zu studieren. Schnittbilder allein aber geben in dieser Höhe, wo so vielerlei die Oblongata erfüllt, nur zu leicht zu Mißdeutungen Veranlassung. So will ich mich auf das Wenige beschränken, was sich sicher sagen läßt, späterer Zeit bessere Darstellung überlassend.

Der Acusticus enthält immer einen Faseranteil, welcher die Bogengänge des Labyrinths versorgt, den N. vestibularis. Er ist, wie zahlreiche Versuche nachgewiesen haben, in hohem Maße für die Erhaltung des Körpergleichgewichtes wichtig. Ewalds Versuche haben bekanntlich gezeigt, wie jede Schwankung der Labyrinthflüssigkeit durch

Vermittlung dieses Nerven zu Gleichgewichtsstörung führt. Sie haben auch nachgewiesen, wie der Vestibularis speziell wichtig ist für die Erhaltung des Muskeltonus am gesamten Körper.

Ein zweiter Anteil des Acusticus, der aber erst von den Amphibien an nachweisbar wird, geht in die Schnecke. Die Schnecke ist bei den Fischen kaum entwickelt und erreicht erst bei den Vögeln eine gewisse Ausdehnung. Erst bei den Säugern wird der zu ihr gehende Faserteil, der N. cochlearis, groß.

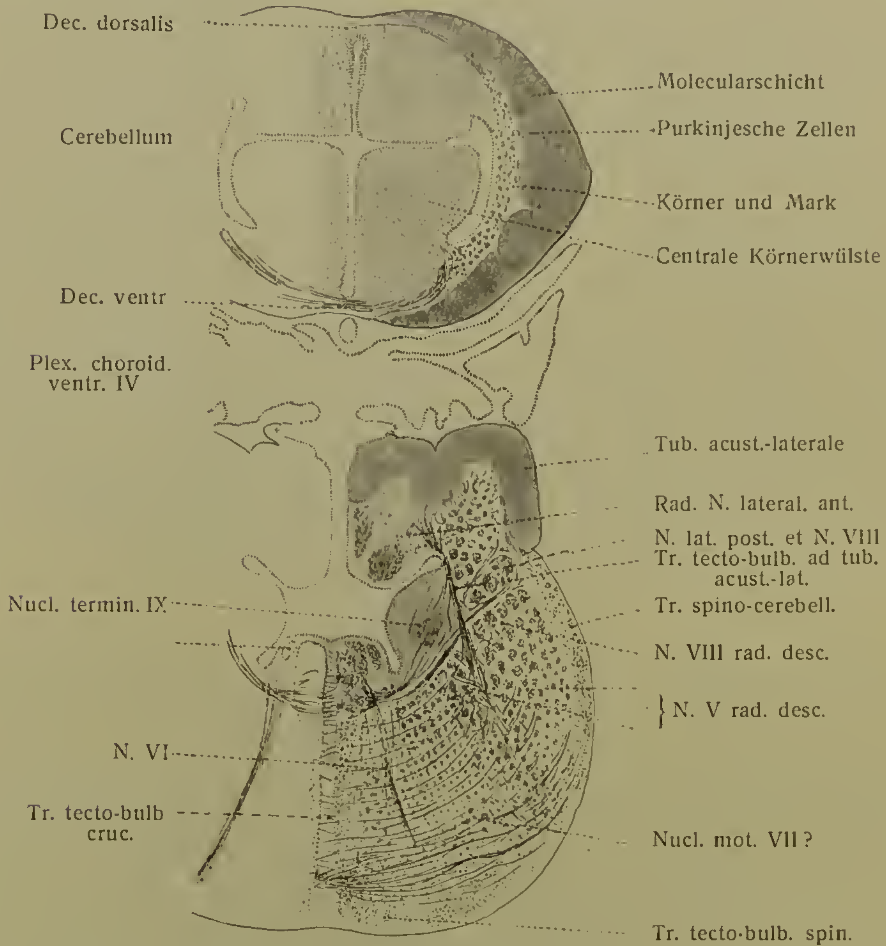


Fig. 63.

Schnitt durch die Oblongata von Scyllium am caudalen Ende des Acusticuskernes. Zu beachten auch die Entwicklung des Plexus chorioideus an dem medialen Oblongatarande. Er bedeckt hier die Rautengrube und über ihm liegt das caudale Ende des Cerebellum.

Die Acusticusfasern stammen wohl alle aus den Ganglienzellen im Gehörorgan. Vergleiche Fig. 44, D, wo das an dem Amphibienembryo leicht sichtbar ist.

Im Gehirn kann man erkennen, daß bei allen niederen Vertebraten die Hauptmasse des Hörnerven in einem großen Höcker endet, welcher seitlich an der Oblongata da liegt, wo sich die Kleinhirnarme zu ihr senken. Eingeklemmt in den Winkel zwischen Mark und Kleinhirn und bis hinauf zu den Säugern, immer bedeckt von einer der Cerebellum-

rinde ähnlichen Formation, der Crista cerebellaris, liegt dieser mächtige Acusticushauptkern da und nimmt an seiner ventralen Seite die Fasern des 8. Hirnnerven auf.

Bei den Fischen ist dies der Hauptkern. Er bildet da eine eigenartige Hervorragung am dorso-lateralen Seitenrande der Oblongata. Nur in den ventro-lateralen Abschnitt gehen Acusticusfasern, in den dorso-medialen münden die Fasern der Nervi laterales. Da diese Organe innervieren, welche zur Aufrechterhaltung der Körperstellung im Wasser wahrscheinlich von Wichtigkeit sind, so treffen in diesem Tuberculum acustico-laterale Bahnen für verwandte Funktionen zusammen. Wenn bei den landlebigen Tieren die Nerven der Seitenorgane verschwinden, geht auch der zentrale Endapparat verloren, und es bleibt nur der für den Nerv. octavus bestimmte Teil übrig

Ganz übersichtlich liegen die Verhältnisse bei den Selachiern und wahrscheinlich bei den geschwänzten Amphibien. Bei den Knochenfischen sind vielfach schon kompliziertere Anordnungen vorhanden.

Der in Fig. 63 abgebildete Schnitt von Scyllium zeigt, verglichen mit der in dieser Vorlesung demonstrierten Figur 54 sofort die Ausbildung der Oblongata über dem Endgebiete des Acusticus. Neben dem Auftreten des Tuberkulum mit seiner Rinde fallen besonders zwei Verhältnisse neu auf. Es hat sich das sensible Wurzelfeld enorm verbreitert. Unter dem Tuberkulum liegt eine Menge hier neu aufgetretener Faserquerschnitte. Die meisten entstammen den weiter vorn eintretenden Fasern aus den Ganglien des Vestibularis. Diese Fasern wenden sich zu einem geringen Teile frontalwärts, zu weitaus größerem kaudalwärts. Bei den meisten Vertebraten lassen sie sich als von Zellen durchsetzte Längsfaserbündel bis zum kaudalen Pole der Oblongata verfolgen, wo sie lateral von den Hinterstrangskernen und dorsomedial von der Spino-Cerebellarbahn verschwinden. Beim Frosch aber degenerieren diese absteigenden Acusticuswurzeln nach ihrer Durchschneidung bis weit in das Brustmark hinein. Durch die eben beschriebene Anordnung entsteht innerhalb des sensiblen Wurzelfeldes das Acusticusfeld als eigener Anteil. Es schwindet weiter vorn wieder, wo dann von dem sensiblen Wurzelfelde nur der aus den Trigeminusganglien stammende Faseranteil noch bleibt. Dann fällt auf, daß die Bogenfasern aus dem Kern, entsprechend seiner großen Ausdehnung, sehr zugenommen haben. Sie stellen dessen zentrale Bahn dar, welche im wesentlichen zum Mittelhirn der anderen Seite gelangt. Sie ist auch in Fig. 63 gut zu sehen.

Nicht alle Acusticusfasern endigen übrigens im Acusticushauptkerne. Eine große Anzahl derselben scheint in dem Grau zu enden, welches ventral von dem Kerne liegt und bei Fischen ohne sichtbare Grenze in diesen übergeht. Wir hätten diesen Kern also von dem Tuberculum zu scheiden und können dies um so sicherer, als von den Amphibien ab sich immer deutlicher zwei deutlich von einander verschiedene Kerne nachweisen lassen, die Hörnervenfasern aufnehmen. Das hängt zusammen mit der Differenzierung der Schnecke.

Bei den Anuren wächst zuerst in der Vertebratenreihe ein Teil des Sacculus, die Papilla lagenae, zur rudimentären Schnecke aus; damit

sondert sich der statische Apparat vom Gehörapparate. Natürlich müssen dem Auftreten der Schnecke mit dem Nervus cochleae auch im Zentralorgane neue Kernausbildungen entsprechen. Bei den Anuren unterscheidet sich der dorsale Kern, welcher den Cochlearisast empfängt, nur durch eine geringere Zellengröße und eine ganz ventral ziehende sekundäre Bahn von dem ventral gelegenen Vestibulariskern. Aber schon bei den Reptilien hat sich ein dorso-lateral gelegener Haufen von mittelgroßen Zellen zu einem eigenen Cochleariskern entwickelt, von dem die sekundäre Acusticusbahn in ventraler Richtung abgeht. Medial und lateral von diesem ragt ein kleinzelliger ganz schmaler Kern, Nucleus laminaris, der auf dem Querschnitt nahezu eine gerade Linie bildet, in das mediale Bodengrau der Rautengrube hinein. Er besitzt eine reiche Faserhülle, die mit der anderen Seite

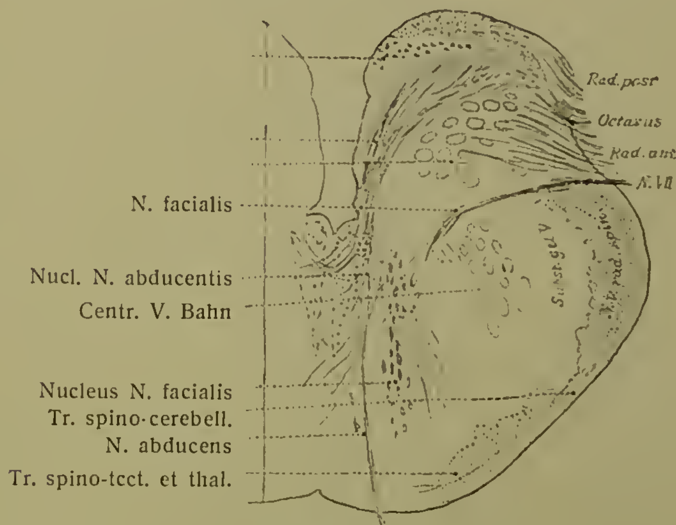


Fig. 64.

Caudalster Abschnitt der Acusticuskerne. Alligator lucius.

durch ein starkes Commissurenbündel verbunden ist („dorsale Acusticus-Commissur“). Seine Bedeutung ist noch nicht geklärt, denn es lassen sich keine direkten Acusticusfasern hinein verfolgen.

Bei Vögeln endet der Cochlearis in dem großzelligen Kerne am Boden der Rautengrube, ganz wie bei den Reptilien. In diesen ist der hier zu einer ∾ Form gebogene Nuclens laminaris mitten eingelagert. Doch haben die Vögel ganz dorsolateral an der Oblongata noch einen bisher nicht homologisierbaren Kern, den Nucleus angularis, der deshalb wohl dem Gehörapparate angehört, weil aus ihm ganz wie aus dem Hauptkerne eine Bahn ausstrahlt, die sich mit der sekundären Cochlearisbahn vereint. Der Vestibulariskern liegt hier ziemlich ventral im Areal der starken absteigenden Wurzeln. Auf Fig. 66 habe ich einen Schnitt durch die Oblongata einer Taube abgebildet, der man links den Hörnerven total durchschnitten hatte, hier sind an den Degenerationspunkten die Endstätten deutlich.

Bei den Säugern endet die größte Masse der Cochlearisfasern in dem Tuberculum acusticum und in dem mächtigen latero-ventral an der Oblongata liegenden ventralen Acusticuskerne. Das ist durch Degenerationen gesichert.



Fig. 65.

Rostraler Abschnitt der Octavuskerne von Alligator.

Bd. I S. 167. Dieser ventrale Acusticuskern ist bei den Vögeln bisher nicht mit der nötigen Sicherheit identificiert worden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß er aus dem Eckkern entsteht, wenn wir bedenken, wie ge-



Fig. 66.

Caudale Acusticusgegend der Taube. Links der Octavus zerstört. Degenerationslinien (Marchiverfahren) in die Kerne.

waltig die durch starke Entwicklung des Rautenohres bedingte Umbiegung der dorso-lateralen Oblongataecke beim Säugerembryo wird. Dadurch wird alles, was beim Vogel dorso-lateral liegt, ventralwärts an die Innenseite der ventrolateralsten Kleinhirnlappen (Flocculi) gedrängt.

Aus dem Tuberculum acusticum der Fische, aus den Cochleariskernen der höheren Vertebraten ziehen immer eine große Menge Bogenfasern in die Oblongatahaube um zu der anderen Seite hinüberzukreuzen. Das ist die sekundäre Octavusbahn. Sie endet im Mittelhirne. Bei allen Fischen bildet sie ein mächtiges Bündel, lateral vom dorsalen Längsbündel und etwas ventral — Fig. 62, 72, 83, bei den höheren Vertebraten ziehen die Fasern nicht so direkt zur Raphe und über diese hinaus, sie wenden sich vielmehr in leichtem Bogenzuge zunächst mehr ventral und umgreifen und durchmessen die ganze Haubenformation ehe sie kreuzen. Diese zum Mittelhirn aufsteigenden Bahnen werden bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern durch eingelagerte Kerne unterbrochen. Der eine basal gelegene, die Oliva superior (Fig. 62, 86) sowie ein an der caudalen Mittelhirngrenze ganz lateral auftauchender Kern, der Nucleus lemnisci lateralis, ist bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern aufgefunden worden. Ein dritter, der bei Säugern sich der oberen Olive medial anlegt und Trapezkern genannt wird, besitzt vielleicht bei Vögeln sein Homologon in einem ∞förmigen ganz basal gelegenen Ganglion in frontalen Oblongata-Ebenen. Als Endpunkt der sekundären Acusticusbahn werden wir später ein großes Ganglion im Bodengrau des Mittelhirns kennen lernen, aus dem, zum Teil wenigstens, bei Säugern dann der hintere Zweihügel entsteht.

Eine dritte Endstation für Octavusfasern bildet die Kleinhirnrinde.

Bei Petromyzon sieht man mehr als die Hälfte der Octavusfaserung in der dünnen Cerebellarplatte kreuzen (Fig. 67, 83). Sie gelangt vielleicht da hinüber zum anderseitigen Kerne. Bei Scyllium enden sicher die Fasern im Kleinhirn selbst. Denn wenn man da einen Acusticus durchschneidet, so entarten seine Fasern in nur mäßigem Grade während der nächsten Wochen. Sehr stark aber entartet immer ein Faserzug zu dem Marke des Kleinhirnes. Abschneiden des Vagus, des sensiblen Facialis, des Trigeminus ergibt, daß jedesmal in das gleiche Cerebellargebiet hinein solche Bahnen entarten. Sie halten sich nicht nur auf der Seite der Verletzung, sondern überschreiten die Mittellinie, um in das Mark der anderen Seite einzutreten. Der größte Teil des Selachierkleinhirnmarkes wird anscheinend von solchen Fasern aus den sensiblen Nerven gebildet.

Diese direkte sensorische Kleinhirnbahn ist auch bei den Vögeln und Säugern für den Acusticus degenerativ nachgewiesen.

Fassen wir das wichtigste zusammen, was uns von den zentralen Beziehungen des Nervus octavus bekannt ist, so können wir sagen: Der aus dem Ganglion des Gehörbläschens stammende und dem Lateralissystem angehörende Nerv besitzt drei Hauptendigungen: im Kleinhirn, in einem dorsalen bei Fischen mit Kleinhirnrinde bedeckten und einem ventralen Kerne. Der dorsale Kern steht mit dem Mittelhirn in gekreuzter Verbindung und bildet sich überall da, wo eine Cochlea

und ein Cochlearisnerv besteht, zum Cochlearisendkern aus. Dieser ist bei Anuren einheitlich, zerfällt bei Reptilien, mehr noch bei Vögeln in einen medialen und einen lateralen Kern. Bei Säugern bildet sich ein ventral gelegener Kern zur Hauptendstätte des Cochlearis aus. In die zum Mittelhirn aufsteigende Bahn lagern sich bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern mehrere Ganglien ein. Der ventrale Octavuskern wird bei den Amphibien Sauropsiden und Säugern zum Endkern für den Bogengangsnerven, zum Vestibulariskern, der bis zum caudalen Pole der Oblongata absteigt und durch Vermittlung großer Zellen s. u. mit motorischen Kernen des Rückenmarkes, der Oblongata und des Mittelhirns, außerdem mit dem Zwischenhirn und dem Kleinhirn verbunden ist.

Der Vestibularapparat. Tractus vestibulo-spinalis, dorsales Längsbündel, Mauthnersche Fasern.

Da, wo die Fasern des Vestibularnerven im Gehirn dahinziehen, lagert sich ein mächtiger Apparat ein, der bestimmt scheint, durch den Vestibularis rezipierte Eindrücke auf motorische Zentren zu übertragen.

Sehr wahrscheinlich dient er dem Tonus der Muskulatur und damit der Statik. An der Abbildung (Fig. 33) von dem Rückenmarke des Petromyzon bemerkten Sie eine große Menge kollosal dicker Fasern, die man in eine mediale Gruppe allerdickster Züge in den Ventralsträngen und in eine Gruppe wenig dünnerer Fasern in den Lateralsträngen sondern könnte.



Fig. 67.

Drei successive Schnitte durch die Acusticusaustrittsgegend von Petromyzon in eine Zeichnung projiciert. Zellen des Vestibularapparates (Mauthnersche Zellen).

Die meisten dieser Züge stammen aus der Gegend der Octavuskerne. Sie stellen die bei dem niedersten Vertebraten am deutlichsten zutage tretende Verbindung des Vestibularisapparates mit den Zentren der motorischen Innervation am Rückenmarke dar, wohl einen Teil des Tonusapparates. Sehr große Zellen entlassen diese Fasern hirnwärts in die Gegend der Augenmuskelkerne und besonders caudalwärts in das Rückenmark gekreuzt und umgekreuzt (Fig. 67).

Die medialsten Zellen (Mauthnersche Zellen) sind die größten, ihre Axenzylinder kreuzen sofort und ziehen dann dicht neben der Mittellinie aufwärts oder abwärts. Die lateraleren etwas kleineren Zellen sind bis weit hinaus in den Nerven selbst eingeordnet. Auch ihre Axenzylinder kreuzen, um dann in den ventraleren und lateraleren Teilen der Haube abwärts und aufwärts zu ziehen. Diese Kreuzung ist weiter frontal als Fig. 67, noch stärker, wie Fig. 68 zeigt.

Hier sind lateral und medial noch einige dicke Faserquerschnitte zu sehen. Sie entstammen teils aufsteigenden Fasern des gleichen Systemes, teils — die medialen — zwei Gruppen von Riesenzellen, die vorn in der Mittelhirnhaube, dicht an den Augenbewegungskernen liegen



Fig. 68.

Petromyzon. Schnitt dicht frontal von dem Abgange des Acusticus.

und schon bei Myxine vorhanden sind. Ein ähnlich angeordneter Apparat ist auch bei Teleostiern und bei den Urodenlarven noch nachweisbar (Fig. 44 C D).

Bei den meisten Teleostiern und den Selachiern verläuft die Mehrzahl der hierher gehörigen Fasern aber nicht in den Ventrolateralsträngen verteilt. Sie gelangt vielmehr medialwärts in das dort der Oblongata dicht an der Mittellinie anliegende dorsale Längsbündel und hier ziehen die Fasern direkt und gekreuzt caudalwärts zu den Vordersträngen nnd Vorderhörnern des Rückenmarkes, frontal zu den Endstätten der Augenbewegungsnerven.

Die ganze Einrichtung, die wie S. 54 dargelegt wurde, nur einen Teil des größeren Nucleus motorius tegmenti bildet, ist bei den wasserlebigen Tieren wahrscheinlich deshalb so entwickelt, weil die Schwanzbewegungen da eine besondere Rolle spielen. Deshalb sind sie auch bei den Cyclostomen, die nicht einmal Seitenflossen haben so stark

ausgebildet. Ein Schema der Faserung ist S. 55 gegegeben. Kleiner aber prinzipiell ganz gleichartig ist sie bei den landlebenden Tieren, namentlich den Eidechsen und Krokodilen, die ja sehr auf ihre Schwanzbewegung angewiesen sind.

Bei den Anuren, den Reptilien und Vögeln, auch bei den Säugern findet man ganz gleichartig verlaufende Bahnen im Vorderseitenstrang des Rückenmarkes und aufwärts zu den Augenmuskelnerven, zum Teil

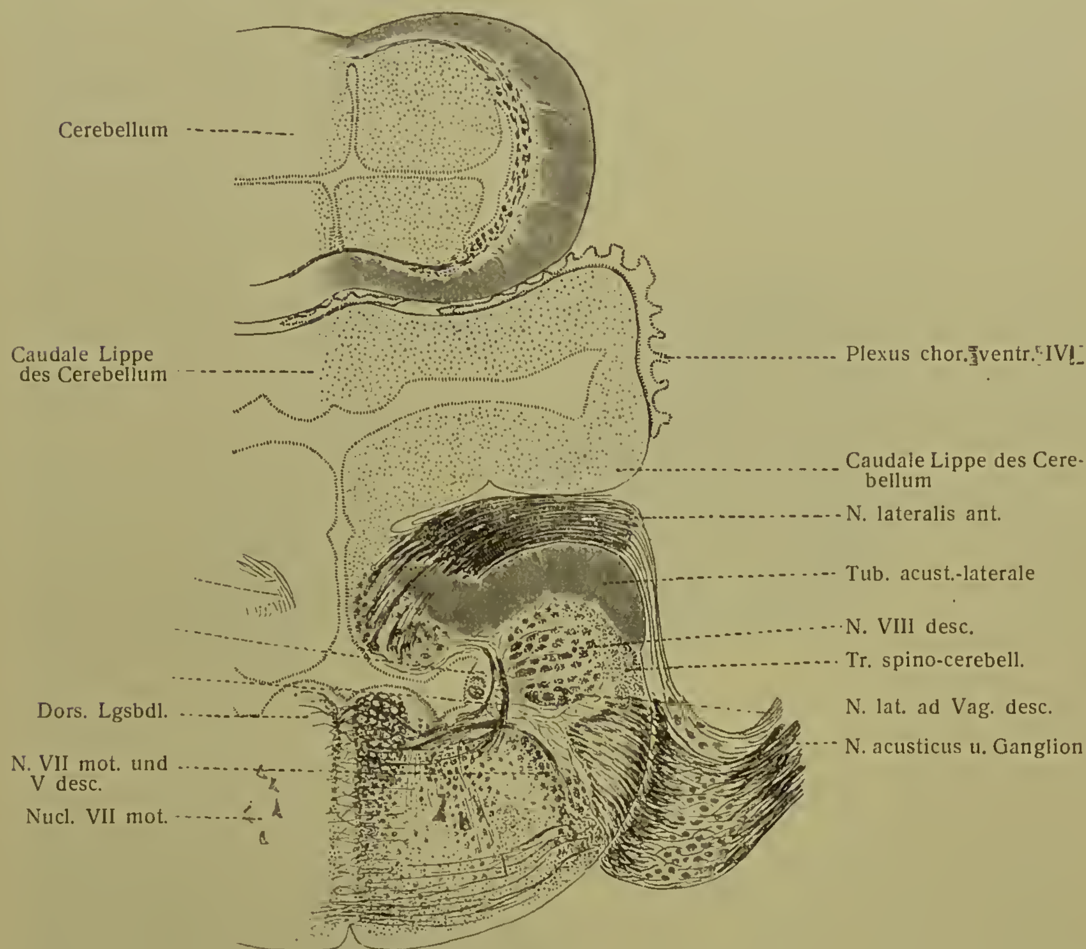


Fig. 69.

Scyllium. Schnitt dicht vor dem Acusticus. Das Tuberculum acustico-laterale und der Austritt des Nervus lateralis anterior.

isoliert, zum andern im dorsalen Längsbündel verlaufend. Sie alle stammen aus sehr großen Zellen, die dem Vestibularis da eingelagert sind, wo seine Wurzeln unter dem Cerebellum hervorkommen, Zellen die höchst wahrscheinlich den zerstreuteren von Petromyzon homolog sind. Ihre Gesamtheit wird hier als Deitersscher Kern bezeichnet.

Der Nervus lateralis.

Dieser Nerv, welcher bisher mehrfach erwähnt wurde, ist nur bei wasserlebenden Tieren vorhanden. Bei den Amphibien verschwindet er

mit dem Eintritt des Landlebens. Landlebende Tiere haben keine Spur mehr von ihm. Ältere Autoren bezeichnen ihn auch als sensible Facialiswurzel. Doch ist es besser ihn isoliert vom 7. Nerven zu betrachten, der ohnehin einen sensiblen Anteil schon besitzt. Sein Kopfganglienkomplex ist dem der Trigeminusganglien enge angelagert. Die Wurzelfasern treten als caudale mit dem Vagus, als frontale mit den Trigeminus- und Facialisästen in das Gehirn. Dort erreichen sie, s. Schema Fig. 74, alle den medial vom Acusticushauptkern gelegenen Endkern. Das ist auch Fig. 6—9 zu sehen. Bei den Selachiern ist die frontale Wurzel besonders mächtig, sie versorgt das System der Kopfkanäle, bei den Teleostiern wiegt die im Vagus eintretende Wurzel der langen Lateralnerven vor.

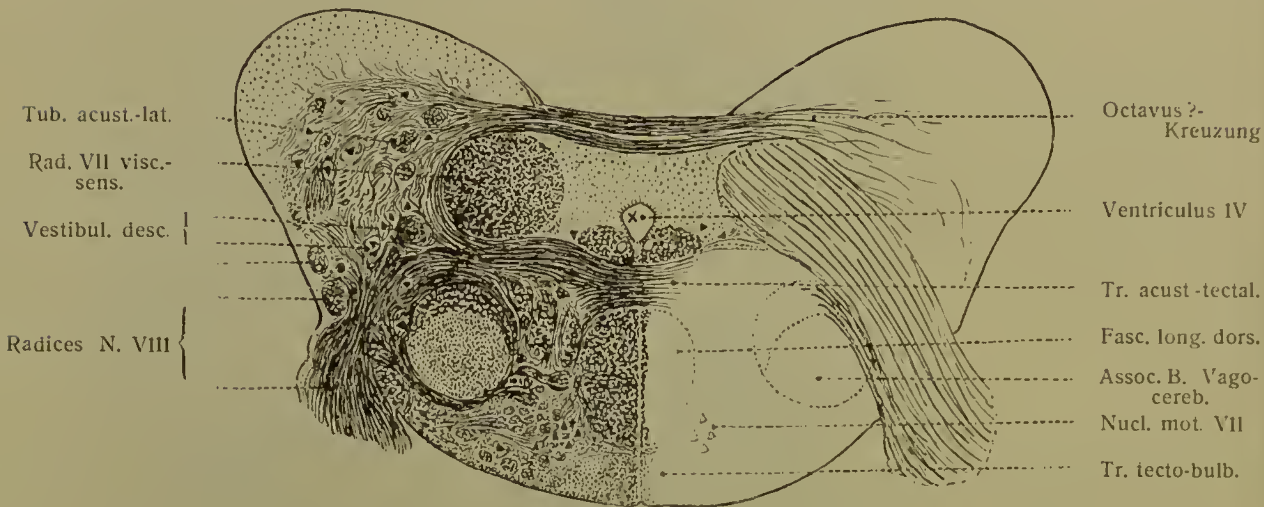


Fig. 70.

Oblongata der Barbe. Austritt des N. lateralis aus dem Tuberculum acustico-laterale.

Alle Fasern, die caudalen aus der Vagusgruppe sowohl wie die frontalen, direkt austretenden, enden medial von den Octavusfasern, in dem von der Cerebellarrinde bedeckten Tuberculum acusticum, das somit bei allen Wasserlebenden ein Tuberculum acustico-laterale ist. Eine scharfe Trennung des Graues für beide Nerven ist in ihm bisher nicht nachzuweisen. Aber sicher ist das Fig. 69 sichtbare Verhältnis das durchgehende, daß nämlich der Lateralis aus dem medialen Abschnitt des Kernes entspringt. Bei den großen Schwimmern bildet der von der Crista cerebellaris überzogene gemeinsame Kern des Octavus und des Lateralis immer einen mächtigen Längswulst an der Lateralseite der Rautengrube, an den sich dann medial und caudal der Vaguswulst anschließt (Fig. 43, 45, 54).

Das System der Lateralnerven ist für die Reception von Druckschwankungen im Wasser bestimmt. Das hat Fuchs nachgewiesen, der nur bei Herstellung von solchen Schwankungen und bei keinerlei anderem Nervenreiz negative Stromschwankung im Nerven eintreten sah. Hofer hat dann ge-

zeigt, daß es die Bewegung des Wassers ist, welche die Endapparate erregt. Ein Wasserstrahl, der längs dem Fische hingeführt wird, erzeugt nur dann zweckmäßige Flossenstellung, wenn der Lateralnerv erhalten ist.

Neunte Vorlesung.

Der Facialis und der Trigeminus.

M. H. Der Nervus facialis enthält visceromotorische und viscerosensorische Elemente. Die ersteren bilden bei allen landlebenden Tieren die Hauptmasse, die letzteren, der Nervus intermedius Wrisbergi, innervieren Geschmacksapparate. Bei den wasserlebenden Tieren verlaufen mit dem peripheren Facialis viele Wurzelzüge des Lateralissystemes.

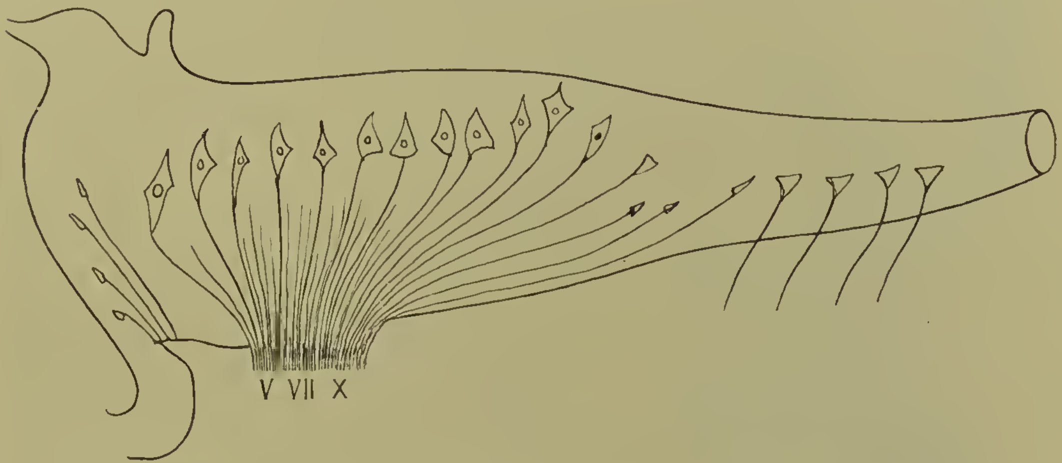


Fig. 71.
Die motorische Kernsäule von Petromyzon. Schema eines Sagittalschnittes.

Der Nerv verläßt direkt vor den Acusticuswurzeln das Gehirn. Bei den landlebenden Tieren ist er leicht von jenen abzuscheiden, weil er da eine fast rein motorische dicke Wurzel bildet, anders aber ist es bei den Fischen und den Urodelen. Hier bilden die Wurzeln des 7. Nerven einen von denjenigen des 8. und besonders denen des 5. kaum abscheidbaren Komplex, weil nebenbei Fasern des Lateralis in die Facialis und Trigeminuswurzeln eindringen.

Die Entwirrung dieser allerkompliziertesten Wurzeln haben wir den schönen Arbeiten von Pincus, Cole, Strong, Johnston und C. J. Herrick zu verdanken.

Betrachten wir zunächst die pars motoria.

Am einfachsten ist sie bei Petromyzon abgeordnet. Dort gibt eine einfache Reihe großer birnförmiger Ganglienzellen dicht unter dem Ventrikelependym angeordnet, mächtigen Axenzylindern Ursprung, die geeint als motorische Facialiswurzel ventrolateral austreten. Die fron-

talsten scheinen sich dem Trigeminus anzuschließen, die caudalsten bilden einen motorischen Vagusast. Der ganzen Masse schliessen sich vom Rückenmark her aufsteigende Wurzelfäserchen an (Fig. 71).

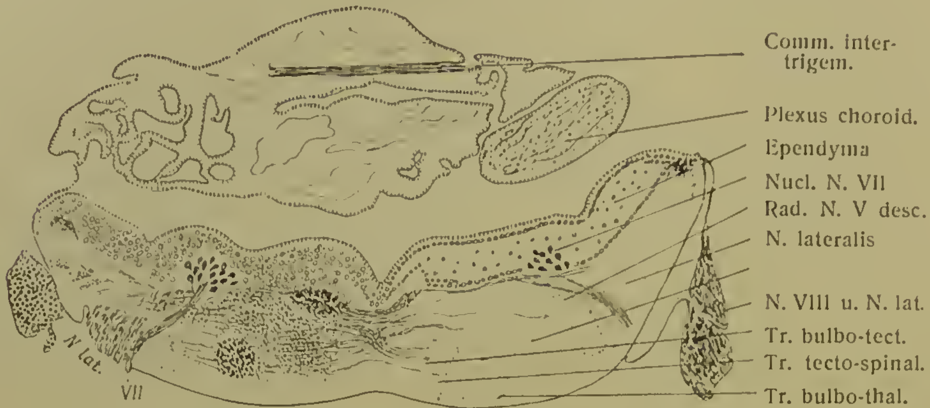


Fig. 72.
Oblongata von Proteus. Gegend der Facialiskerne.

Der ganze motorische Apparat ist ein einheitlicher, mächtiger. Er ist wohl für die bei Petromyzon sehr kräftige Muskulatur bestimmt, welche da den Saugapparat am Munde innerviert.

Auch bei den Amphibien entspringt der motorische Facialis noch aus einem Kern am Boden der Rautengrube (Fig. 72).



Fig. 73.
Lacerta agilis. Facialiskern.

Bei allen anderen Tieren aber verschiebt sich die motorische Kerngruppe, die wie S. 82 dargelegt ist eine Verlängerung der viscero-motorischen Gruppe des Rückenmarkes ist, etwas weiter ventral. Sie entläßt dann die Axenzylinder des Nerven in dorsal gerichtetem Zuge. Dann biegen sie die Seitenteile der Oblongata durchbrechend, ganz wie die Accessoriuswurzeln hinaus zur Wurzel. Vielfach, schon bei einigen Fischen verlaufen sie vor diesem Abbiegen erst eine Strecke frontalwärts unter dem Rautengrubenboden dahin, so ein Facialisknie bildend.

Der Facialiskern der Vertebraten ist kein einheitlicher. Sowohl in der Längs- als in der antero-post. Richtung zeigt er Unterbrechungen. Man wird deshalb leicht für das eine oder andere Tier verschiedene Zellgruppen als Ursprungszentren für den Facialis auffinden können. Sie gehören alle der gleichen Masse großer multipolarer Zellen an, deren Ausläufer hinein in die Nerven der Muskeln ziehen, welche die Kopfoberfläche da und dort in dünner Schicht bedecken.

Die sensible Wurzel des Facialis gehört, wie wir oben sahen, dem visceral-sensiblen Gebiete an. Wir werden daher ihren Endkern in der frontalen Fortsetzung des sensiblen Vagus-Glossopharyngeus-kernes zu suchen haben. Es ist bei Cyclostomen, Ganoiden und Selachiern auch sehr deutlich zu erkennen, wie sich vom frontalen Pole des sensiblen Vaguskernes aus eine die Rautengrube lateral begrenzende Zellsäule zwischen das Ganglion acustico-laterale (den Endkern des Acustico-Lateralis-Systems) und den motorischen Facialiskern schiebt, und wie in diesen Kern ganz frontal eine starke Wurzel eintritt, die allmählich in caudaleren Abschnitten sich erschöpft. In dem gleichen Kerne enden viele Glossopharyngeusfasern. Der sensible Facialisast heißt Nervus intermedius, er geht, wie der Glossopharyngeus, zu Geschmackspapillen. So wird man die Endkernsäule wohl als Geschmackskern ansprechen dürfen.

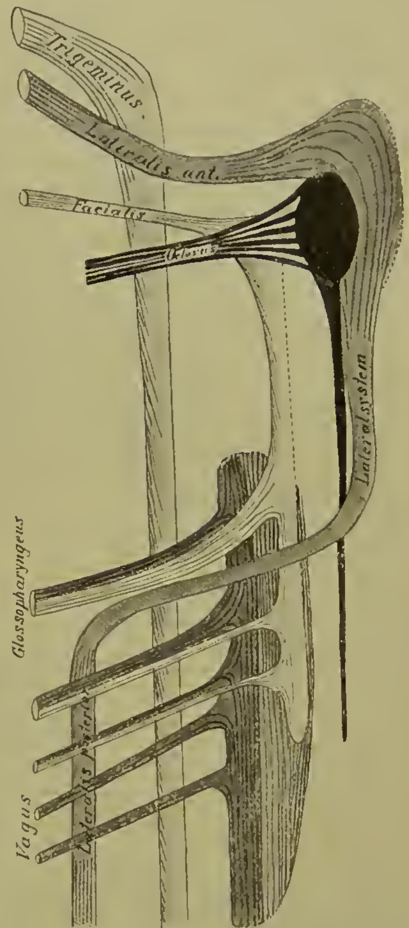


Fig. 74.

Schema. Ansicht des sensiblen Kernapparates der linken Oblongatahälfte. Das Wurzelfeld.

Bei einigen Teleostiern ist er enorm hypertrophiert. Er bildet da, mit dem gleichartigen Kerne der anderen Seite zusammenfließend, neben der Rautengrube einen eigenen mächtigen Lobus, den Lobus nervi facialis, der bis in die Vagusgegend hinunterreicht. Fig. 75 und 76 geben diese Verhältnisse vom Barbenghirn wieder.

Nach C. J. Herrick ist die Hypertrophie dadurch bedingt, daß bei den Cyprinoiden und Siluroiden die Geschmacksknospen nicht nur am Kopfe sondern auch auf der Körperhaut sehr verbreitet sind.

Aus dem medialen Teile des Lobus facialis entwickeln sich sekundäre Bahnen, die wie beim Lobus vagi zwei Richtungen einschlagen. Die einen kreuzen in dorsalsten Teilen der Raphe und gelangen vielleicht zum Nucl. mot. tegmenti bulbi, die anderen gesellen sich dem großen Assoziationsbündel aus dem Lobus vagi hinzu und können mit ihm teils frontalwärts in den „Rindenknoten“ verfolgt werden, teils wenden sie sich spinalwärts und erreichen die Höhe des Ganglion commissurale vagi. Auch Verbindungen mit den Hinterstrangskernen sollen (C. J. Herrick) existieren.

Nervus abducens. In der Höhe des Facialis liegt medial ein Stück der somatisch-motorischen Kernsäule, der Abducenskern. Bei Fischen ist er noch ganz wie jene Säule im Rückenmarkabschnitte ziemlich ventral gelagert, bei den anderen Vertebraten aber rückt der

Abducenskern dorsaler bis unter den Boden der Rautengrube (Kappers), wo die beiderseitigen Kerne sehr nahe an der Mittellinie liegen (Fig. 77).

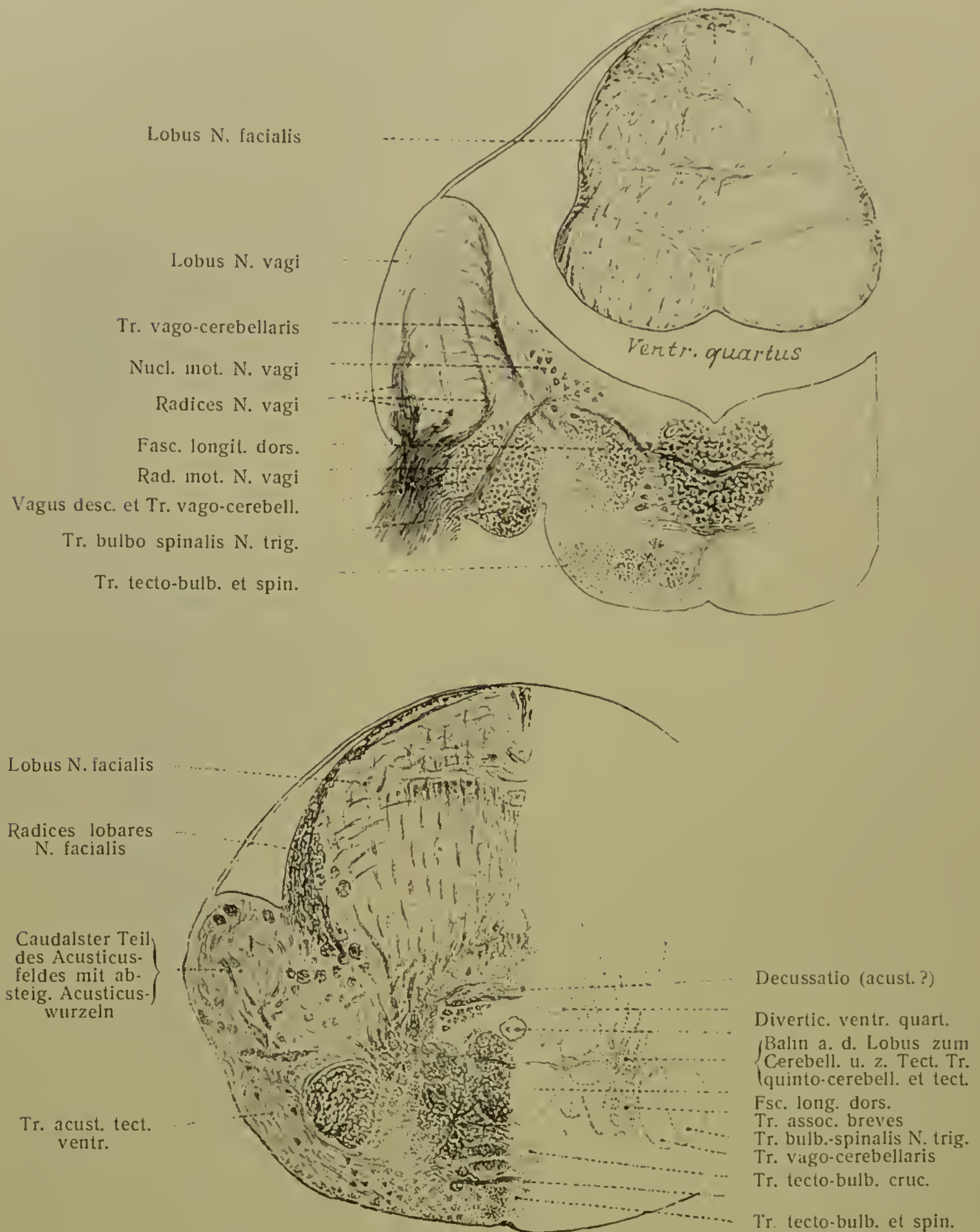


Fig. 75 und Fig. 76.

Aus der Oblongata von der Barbe, Barbus fluviatilis. Vagus- und Facialis- und Quintuswurzeln.

Die Wurzeln treten bei den Fischen nicht vereint, sondern in Abständen von einander durch die Oblongata heraus. Bei Petromyzon ist der Abducenskern aus der gemeinsamen mot. Zellmasse nicht abzuscheiden.

Nervus trigeminus. Am frontalen Ende der Oblongata schwillt die graue Masse, welche in der frontalen Fortsetzung der Dorsalsäule des Rückenmarkes die lateralen Teile des verlängerten Markes durchzieht, noch einmal an. Hier tritt in sie der Nervus Trigeminus. In diesem frontalen sensiblen Trigeminuskern endet nur ein Teil der aus dem Ganglion Gasseri stammenden Fasern, ein größerer wendet sich spinalwärts, um allmählich in das Grau des langen Endkernes einzutauchen, dem wir auf allen Schnitten vom oberen Rückenmarksende bis herauf zum Quintuseintritt begegnet sind. Die bulbospinale Trigeminuswurzel bildet die Hauptmasse des sensiblen Wurzelfeldes in der Oblongata und ist immer bis an den Rückenmarkanfang hinab zu verfolgen. Fig. 78 gibt ein klares Bild von ihrem Verhalten bei Scyllium. Hier, wie überhaupt bei den Fischen ist der Trigeminus

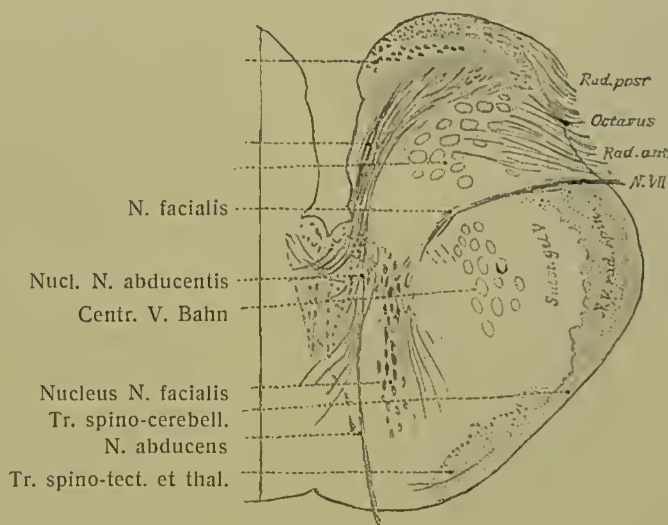


Fig. 77.

Alligator lucius. Wurzeln des Abducens, Facialis und Acusticus.

ein besonders mächtiger Nerv, dessen Endstätten von zwei oder drei sehr starken Wurzeln aufgesucht werden.

Die absteigende Trigeminuswurzel enthält die Fasern des Nervus ophthalmicus profundus, der bei niederen Vertebraten getrennt von dem übrigen Trigeminus zur Orbita und zur Nasenhöhle zieht.

Aus dem frontalen Ende der Kernsäule gelangen Fasern in das Kleinhirn, die wohl zum Teil Kernverbindungen, zum anderen aber — dafür spricht die Degeneration bei Selachiern — eine direkte Faserung aus der Wurzel zum Cerebellum sind. Im Kleinhirne kreuzt ein Teil dieser Fasern. Bei dem Proteus, der gar kein Kleinhirn hat, sieht man aus der Gegend der frontalen Trigeminussäule Fasern dorsalwärts ziehen, die ganz frei am caudalen Mittelhirndache, da, wo das Kleinhirn ja sonst liegt, hinüber auf die andere Seite zu der gleichen Region kreuzen (Fig. 72). Das spricht durchaus dafür, daß es eine internucleare, gewöhnlich im Kleinhirn verlaufende dorsale Commissur gibt, die hier nur isoliert wäre. Sie ist auch bei Petromyzon nachweisbar,

wo das Kleinhirn minimal ist und wird dort wesentlich von dem Lateralnerven, aber auch von Trigeminusgegenden her gespeist.

Der Trigeminusendkern ist bei verschiedenen Tieren nicht gleichstark entwickelt. Bei Myxine bildet das Grau, welches den Trigeminus, Lateralis (?) und Acusticus aufnimmt, an der seitlichen Oblongata förmliche Lobi. Die ganze Verdickung hinter dem Mesencephalon auf Fig. 121 ist nur Trigeminusendkern. Seine Größe wird namentlich durch das Innervationsfeld um die Schnauze herum bedingt. Denn hier liegen bei den meisten Tieren ausgebildete sensible Endapparate, die dem Schnauzentasten dienen, einer Sinnesfunktion, die ungemein wichtig und weit verbreitet ist. Man kann diese Funktion der Trigeminusapparate als Oralsreception bezeichnen. Der Oralsinn tritt fast immer gleichzeitig mit der Chemoreception durch die Nase in Tätigkeit. Ihm dienen u. a. die Zunge der Schlangen, die Schnauzen der Fische, die Tastkörper des Entenschnabels und vieles andere. Er ist bisher nur ganz ungenügend studiert. Daß bei den wesentlich auf die Mundumgebung angewiesenen Cyclostomen der Trigeminusendkern ganz enorm ist, daß er bei den Reptilien und dann bei einigen mit dem Schnabel viel arbeitenden Vögeln, den Enten und Gänsen z. B., besonders gut entwickelt ist, das ergibt sich aus dem Vorstehenden. Bei den erwähnten Vögeln bildet die rostrale Spitze des Kernes jederseits einen förmlich in das Kleinhirn hineinragenden Tumor, der auch an der ventrolateralen Oblongata heraustritt, ebenso beim Krokodile (Fig. 86).



Fig. 78.

Horizontalschnitt von Scyllium. Aus den Trigeminusganglien zieht die Wurzel in das Mark und dann caudalwärts.

Innerhalb des Kerns der bulbo-spinalen Trigeminnswurzel läßt sich ein Associations-System nachweisen, das die verschiedenen Höhen miteinander in

Verbindung setzt. Bei Säugern haben Bräuer und Marburg es degenerativ studiert und „Fibrae concomitantes nuclei radicis spinalis nervi trigemini“ genannt.

Mit dem Trigeminus verlassen immer die für die Kaumuskeln bestimmten Fasern als motorische Trigeminuswurzel das Gehirn. Bei Petromyzon entstammen sie dem Fig. 81 abgebildeten großzelligen Kerne am Rautengrubenboden, da bilden sie nur die frontalsten Fasern der dicken Wurzel, die ihre Hauptmasse dem Facialis und ihren caudalsten Teil dem Vagus zuführt. Bei allen anderen Vertebraten stammt der motor. Trigeminus aber deutlich aus der immer etwas ventrolateral liegenden visceromotorischen Kernsäule in Verlängerung des Facialiskernes (Fig. 80).

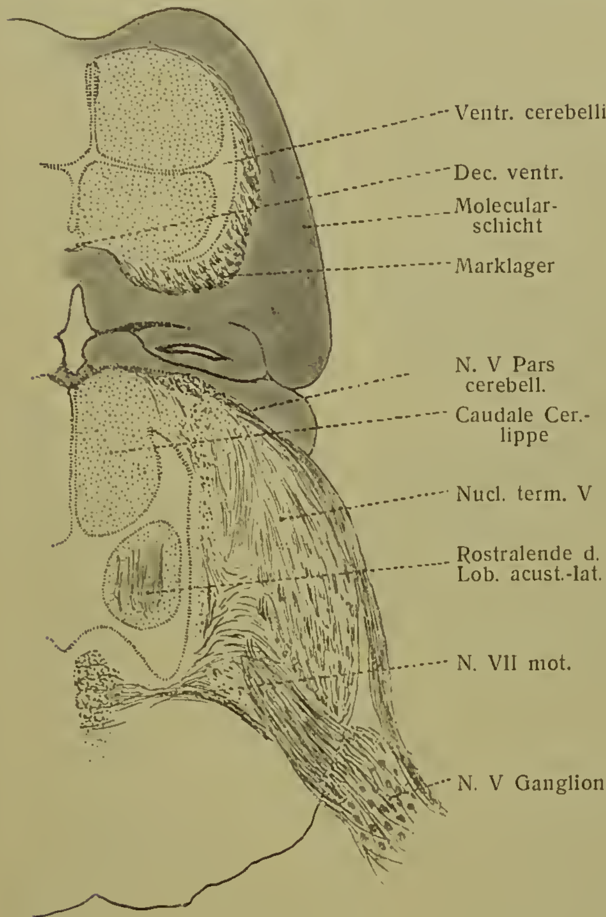


Fig. 79.
Oblongata von Scyllium. Endkern des Trigeminus.



Fig. 80.
Schnitt durch die Oblongata von Alligator lucius in der Höhe des mot. Trigeminuskernes. Nur die Conturen der Nervenaustritte angegeben.

Von der Wanderung des ursprünglich dorsalen Kernes in ventralere Gegenden haben sich bei Fischen und Amphibien Spuren erhalten, es gibt da Ursprungszellen des Kernes in verschiedenen Höhen (Kappers). Der Kaumuskelkern gerät im Laufe der Stammesentwicklung mehr und mehr unter den Einfluß des Großhirns und verliert dabei ganz wie der Accessorius und der Facialis seinen viscero-motorischen Charakter.

Bei den meisten niederen Vertebraten besitzt der motorische Facialis und Trigeminus einen teilweise gekreuzten Ursprung. Die gekreuzten Fasern laufen teils im hinteren Längsbündel, teils ventral davon eine Strecke weit bevor sie in die periphere Wurzel eintreten. Es scheint

übrigens, als senden alle motorischen Hirnnervenkerne Collateralen in das dorsale Längsbündel.

Schließlich tritt mit dem Kaumuskelkern und seiner Wurzel noch ein Faserzug aus dem Gehirn in Verbindung, welcher aus dem Dache des Mittelhirnes herabzieht. Diese Radix mesencephalica Trigemini besitzt ihren Ursprung in mächtigen birnförmigen Zellen, welche bei Säugern nahe dem Aquädukte, bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln ziemlich in der Mittellinie des Tectum opticum in der Commissurenplatte des Mittelhirndaches liegen. Dieser großzellige Dachkern des Mittelhirns, ist am mächtigsten bei den Schildkröten und einigen Haien. Bei der Beschreibung des Mittelhirndaches wird über ihn noch Näheres mitzuteilen sein.

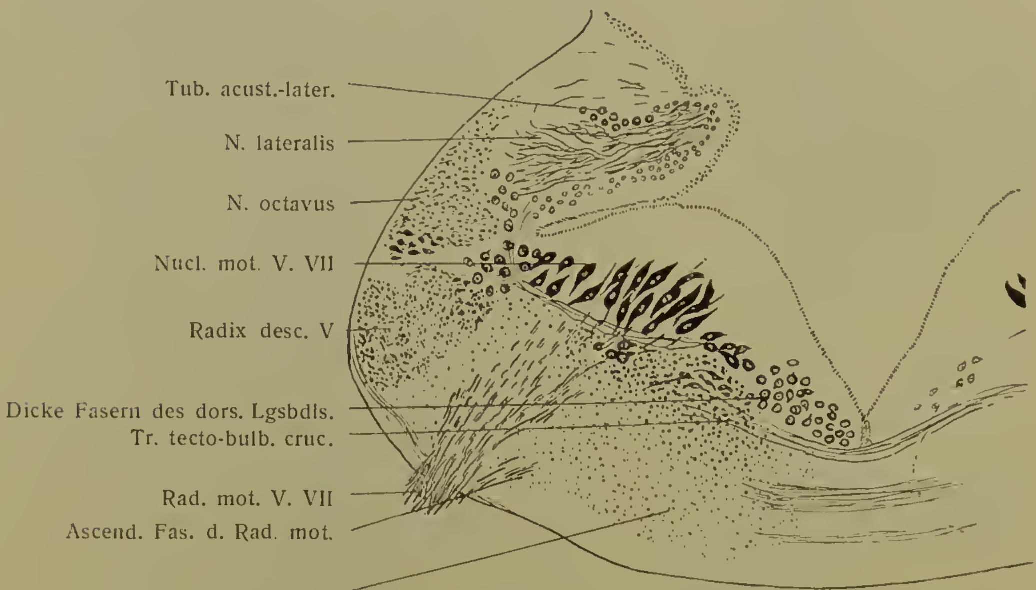


Fig. 81.

Petromyzon fluv. Silberreduction. Abgang des Kaumuskelnerven und des mot. Facialis.

Der mesencephalen Wurzel eng angegliedert ist ein zur Formatio reticularis der Oblongata absteigender Faserzug, der seinen Ursprung in demselben Areal wie die Wurzel hat, aber wahrscheinlich aus anders gestalteten Zellen stammt und dem tiefen Mark des Tectum angehört. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die mesencephale Trigeminuswurzel aus diesem Teile der vom Mittelhirndach (zu den motorischen Oblongatakernen?) ziehenden Fasern entstanden ist.

Der Wichtigkeit der Oralreceptionen entspricht es, daß der Kern der bulbo-spinalen Trigeminuswurzel enge Beziehungen zu frontaleren Hirnteilen besitzt: Bei Fischen und Vögeln, wahrscheinlich auch bei Amphibien und Reptilien, ist er mit dem gekreuzten Mittelhirn in ähnlicher Weise wie das Tuberculum acusticum verbunden, außerdem gehen Fasern von ihm zum gekreuzten Mittelhirndach, und bei den Säugern besteht eine konstante Verbindung mit dem gekreuzten Sehhügel, die dorso-medial von den spino-thalamischen Zügen läuft.

Ein ganz besonderes Interesse bietet aber eine zunächst nur für die Vögel sicher erwiesene Verbindung mit der Basis des Vorderhirnes. Sie ist nicht gering, geht aus dem Frontalpole hervor und endet nahe an der Vorderhirnspitze. Ein ähnliches Bündel besitzen wahrscheinlich auch die Säuger, und bei den Reptilien gibt es mindestens Fasern, die ihm in der Lagerung entsprechen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß dieser zuerst von Wallenberg gesehene Tractus quinto-frontalis die Hauptbahn des Oralsinnes ist und daß seine frontalen Endstätten dessen Hirncentren bilden. Sie liegen den Riechcentren dicht an.

Zehnte Vorlesung.

Die inneren Verbindungen der Oblongata und die Verbindungen mit anderen Hirnteilen.

M. H. Die inneren Bahnen der Oblongata sind auf einfachen Schnitten kaum mit einiger Wahrscheinlichkeit zu sichern. Da bis vor kurzem keine Erfahrungen an Degenerationspräparaten vorlagen, so haben sich neben wahren auch falsche Angaben gesammelt. Im folgenden wird nun versucht werden, das Bekannte, im Wesentlichen auf Grund von Degenerationen, die mit der Marchimethode studiert wurden, neu zu ordnen und darzustellen. Da aber das erwünschte Ziel noch nicht überall erreicht ist, wird man namentlich die Zuteilung der beschriebenen Systeme zur einen oder anderen der unten aufgestellten Kategorien als provisorische betrachten müssen. Mancherlei bereits früher Vorgetragenes wird hier, wo es gilt den Gesamtzusammenhang zu schildern, noch ausführlicher zu besprechen sein.

Bereits beim Übergang des Rückenmarkes zur Oblongata sahen wir als wesentliche Strukturveränderung eine starke Zunahme des Associationsapparates auftreten. Für das zur Erhaltung des Lebens unbedingt notwendige Zusammenwirken verschiedener und zum Teil recht weit von einander entfernter Hirnnerven genügt nicht die bloße Vermehrung der Kommissurenzellen, wie sie im frontalen Teile des Rückenmarkes als graue Substanz der Formatio reticularis uns entgegentrat. Es sind Einrichtungen notwendig, welche die einzelnen Abschnitte jeder Kernsäule miteinander verbinden, Associationsbahnen im engeren Sinne und Kommissuren, daneben aber auch solche, die eine Auslösung zweckmäßiger Bewegungskomplexe, z. B. der Respiration, Zirkulation, Nutrition, durch sensible Reize ermöglichen. Das wird erreicht durch die Bildung besonderer Centren, die auf der einen Seite mit den receptorischen Hirnnerven, auf der anderen mit dem bulbären und spinalen Bewegungsapparat zusammenhängen.

Die Associationsbahnen der Hirnnervenkerne.

Wenn wir auch bereits bei der Beschreibung der Hirnnervenkerne auf die Verbindungsbahnen zwischen den einzelnen Höhen der sensiblen Kernsäulen hinweisen konnten, wird es doch notwendig sein, sie hier im Zusammenhange zu betrachten, da sie der ganzen Oblongatastruktur ein eigenes Gepräge verleihen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß die Ansichten darüber, was zu den Assoziationsbahnen und was zu den centralen Bahnen gehört, noch vielfach auseinandergehen.

Die lange Kernsäule, in welcher der Trigeminus endet, ist in sich durch die Fibrae concomitantes radicis V mehrfach verbunden. Man findet sie überall als Begleiter der Wurzel.

Die Fasern des acustischen und des Lateralsystemes enden im Grau vom Rückenmarksende bis hinauf zum Tuberculum acusticum und der Cerebellarrinde. Überall in der Oblongata sind ihnen Zellen angelagert, die ihre Fortsätze in motorische Gegenden senden, also dem System des Nucl. mot. tegmenti angehören.

Viel ausgedehnter sind die Kommissurenbahnen des Acustico-Lateralsystems. Bei Selachiern mit ihren leicht erreichbaren Acusticusfeldern lassen sie sich degenerativ darstellen. Hier sieht man längs der ganzen Ausdehnung des Acustico-lateralganglions und seiner caudalen Fortsetzung ein mächtiges System von Bogenfasern von diesen Kernen aus nach der Mittellinie hinströmend die Raphe in ihrer dorsalen Hälfte überschreiten und in den gekreuzten VIII Kernen, Lateraliskernen und im gekreuzten Kleinhirn ihr Ende finden.

Bei Amphibien und Reptilien ist es zwar noch nicht gelungen, diese Fasern degenerativ darzustellen, aber bei Vögeln und Teleostiern liegen derartige Versuche vor, welche beweisen, daß ganz dorsal längs dem Boden der Rautengrube Kommissurenfasern zwischen den medialen Teilen der Acusticuskerne verlaufen. Fig. 76. Bei Vögeln ziehen sie zum Hilus des kleinzelligen „Nucleus laminaris“, und bei Reptilien scheinen die gleichen Verhältnisse zu bestehen. Es müssen auch die weiter unter näher beschriebenen Kommissurensysteme des Kleinhirns hierher gerechnet werden, die besonders bei Säugern eine mächtige Entfaltung zeigen.

Am wenigsten gesichert erscheint die Verbindungsbahn zwischen den verschiedenen Abteilungen der visceral-sensiblen Endkernsäule, d. h. zwischen den sensiblen Kernen des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis (der frontale Pol des sensiblen Trigeminuskernes gehört wohl ebenfalls dazu). Wir haben bei Teleostiern einen auf der gleichen Seite bleibenden, der spinalen Trigeminuswurzel medial- resp. medioventral angelagerten markarmen, aber sehr umfangreichen Längsstrang kennen gelernt der aus den genannten Kernen reiche Zuzüge erhält, die vom Vaguskern aus vorwiegend in frontaler und vom Facialiskern aus in caudaler Richtung verlaufen (Fig, 107). Diese Bahn findet in einem Ganglion ihr Ende, das bei den Knochenfischen schon im Klein-

hirn liegt und mit der gegenüberliegenden Seite durch eine breite Kommissur in Verbindung steht, dem „Rindenknoten“.

Die amerikanische Schule erblickt in diesem Faserzuge die zentrale visceral-sensible Bahn, speziell die centrale Geschmacksbahn. Der Faserverlauf, der Umstand, daß der Rindenknoten sich höchst wahrscheinlich aus dem frontalen Pole des sensiblen Trigeminuskernes differenziert hat, ferner die Lage auf der gleichen Seite wie die Ursprungskerne läßt auch die Annahme zu, daß es sich um eine internucleare Associationsbahn handelt.

Eine solche existiert jedenfalls (C. J. Herrick) zwischen den Endkernen des sens. Facialis und den Nuclei funic. posterioris, vielleicht geeignet, die Empfindungen, welche die Knospenapparate der Haut recipieren in irgend eine Beziehung zu bringen, zu andersartigen sensiblen Receptionen.

Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln laufen nur spärliche Associationsfasern innerhalb der Kerne der bulbo-spinalen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus und des Facialis.

Die sensiblen Kerne der einen Oblongatahälfte sind mit den gleichnamigen der anderen Seite durch wohl ausgebildete Faserstränge verknüpft. Am caudalen Oblongataende liegt eine der Commissura grisea dorsalis des Rückenmarkes entsprechende Kommissur der bulbo-spinalen Trigeminuswurzelkerne, die besonders gut bei Fischen und Vögeln ausgebildet ist (Fig. 34). Bei andern Vertebraten ist sie wohl auch vorhanden, läßt sich aber nicht sicher von der Kommissur der viscero-sensiblen Säule, der Commissura infima Halleri (Fig. 35) trennen. Die Lobi vagi der Teleostier besitzen eine besondere Kommissur dorsal von der Rautengrube.

Daß wahrscheinlich eine Kommissurenbahn der sensiblen Hirnnerven durch das Kleinhirn verläuft, ist in der vorigen Vorlesung mitgeteilt worden. Fig. 35, 61 A.

Das Ganglion isthmi.

Bei allen niederen Vertebraten, wahrscheinlich aber auch bei den Säugern ist dicht dorsal und frontal vom Trigeminuseintritte zwischen Kleinhirnrand und Dach des Mittelhirnes ein großzelliges Ganglion eingebettet, das bei den Vögeln, wo es am besten studiert ist, durch kräftige Faserzüge mit dem gekreuzten Auge verbunden ist und auch aus dem naheliegenden Mittelhirndache einen Faserzug, den Tractus tecto-isthmicus empfängt. Dazu entspringt in seiner unmittelbaren Nähe ein Bündel, welches in den postoptischen Kommissuren kreuzt. Offenbar ist also der Apparat, welcher in diesem von mir provisorisch als Ganglion isthmi bezeichneten Körper gegeben ist, ein wichtiger Associationsapparat. Wir werden später seine einzelnen Faserarten näher zu betrachten haben. Eine Abbildung ist Fig. 154 gegeben, ebenso ist das Ganglion auf Fig. 162 sichtbar.

Petromyzon besitzt an dem frontalsten Abschnitt seines Acusticolateraliskernes eine Gruppe sehr großer birnförmiger Zellen, die alle ihre dicken Axenzylinder zuerst einwärts, dann frontalwärts senden. Dicht vor den Oculomotoriuswurzeln kreuzen sie und senken sich dann

in die Tiefe des Zwischenhirnes, wo sie aufsplittern. Es ist möglich, daß diese sehr auffallende Formation dem Ganglion isthmi homologisiert werden darf. Die Lage des Ganglions ist Fig. 82 sichtbar. Die Zellen erscheinen da klein, weil ihre „Birnen" in der Nähe des Stieles durchschnitten sind. Die ganze Faserung aus dem Kerne zur Kreuzung und die Kreuzung selbst ist auf dem Sagittalschnitt Fig. 110 zu sehen. Ein ganz ebenso verlaufendes sehr starkes Bündel erkenne ich bei Chamaeleon.

Die Verbindungen der Oblongata mit anderen Gehirnteilen.

Ganz wie der Eigenapparat des Rückenmarkes ist auch derjenige der Oblongata mit rostraleren Hirnabschnitten verbunden. Auch zu caudaleren steht er — durch die dem Nucleus motorius tegmenti entstammenden Bahnen — in Verbindung.

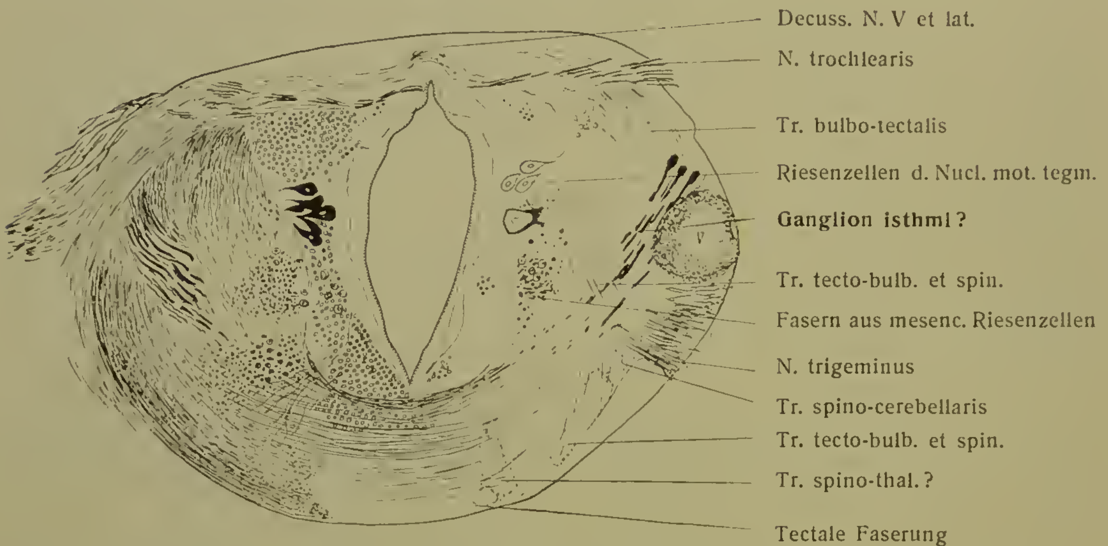


Fig. 82.

Schnitt durch die Oblongata von Petromyzon, dicht hinter dem Cerebellum. Silberpräparat.

Die Verbindungen der Oblongata mit dem Cerebellum. Der Nucleus motorius tegmenti.

Das Cerebellum erhält Fasern aus den Kernen sensibler Oblongatanerven und entsendet Bahnen zu dem Nucleus motorius tegmenti.

Receptorisch sind folgende Züge:

a) An der lateralen Seite der Oblongata zieht bei allen Tieren der Tractus spino-cerebellaris (Fig. 53) dahin. Er senkt sich an ihrem Rostralende in das Kleinhirn ein. Dieser Faserzug stammt aus den Zellen der Clarkeschen Säule des Rückenmarkes, Zellen, um welche sich Anteile der receptorischen Wurzeln aufspalten.

b) In der Oblongata selbst erhält er aber einen neuen Zuwachs. Hier liegt — bei allen Klassen nachweisbar — in den lateralen Abschnitten der Haube ein großer, bei Vögeln (s. Fig. 53 rechts) ganz besonders stark entwickelter Kern, der Nucleus funiculi lateralis. Spezielle

Beziehungen von Wurzelfasern zu ihm, die etwa seine Deutung als bulbäres Homologon der Clarkeschen Säule gestatteten, sind nicht bekannt.

c) Aus dem Nucleus funiculi posterioris jeder Seite führt, wie es scheint immer, eine Bahn in das Kleinhirn, die zum Teil erst um die ventrale Seite der Oblongata kreuzt, ehe sie eintritt.

d) Schließlich sind ihnen bereits die direkten und die nuclearen Fasern aus dem 5. und 8. Hirnnerven bekannt (Fig. 111, 112), welche in das Kleinhirn eintauchen und da enden.

Alle Faserzüge aus dem Rückenmarke und der Oblongata zum Kleinhirne vereinen sich dicht vor ihrem Eintritt in dieses zu einem einzigen Faserstrange, dem Corpus restiforme.

Die effektorische Bahn ist der Tractus cerebello-tegmentalis. Aus dem Kleinhirn, und zwar wahrscheinlich aus seinen Kernen zieht dieses mächtige Fasersystem zum Nucleus motorius tegmenti.

Überall in der Oblongata begegnen uns Ganglien, deren Zellen durch Größe und Form an motorische Zellen erinnern. Sie liegen zum Teil der Raphe an, zum Teil lateral innerhalb der Formatio reticularis und ventral von ihr, haben verschiedene Namen in den verschiedenen Höhen der Oblongata und auch bei den einzelnen Vertebratenklassen erhalten und senden ihre Fasern in zumeist gekreuzte motorische Nervenkerne des Rückenmarkes, der Oblongata und des Mittelhirns. Da sie wahrscheinlich die Kontraktionen mehrerer Muskelgebiete zu gemeinsamer zweckmäßiger Tätigkeit verbinden, stellt der Nuclus motorius tegmenti den Hauptassociationskern des motorischen Systemes dar. Er ist bereits im Rückenmarke — Associationszellen — vorhanden und erstreckt sich frontalwärts bis in die Haube des Mittelhirnes.

Die Fasern aus ihm ziehen zum Teil kreuzend in frontalere und caudalere Ebenen. Die frontalsten sind die längsten. Sie durchziehen von einer erst bei Säugern ganz scharf abgegrenzten Kerngruppe, dem Nucleus-ruber, dicht vor den Oculomotoriuswurzeln ausgehend, beiderseits die Seitenhälften der Oblongata um in den motorischen Rückenmarkkernen zu enden. Der Zug heißt Tractus rubro-spinalis Bei den Cyklostomen, bei Myxine sowohl wie bei Petromyzon (Fig 82, Fig. 137), sind die wenigen Zellen, die ihm in der Mittelhirnhaube Ursprung geben, wahre Zellriesen, die man mit bloßem Auge erkennt und ihre Axenzylinder, die hier nahe der Mittellinie der Oblongata caudal ziehen, gehören zu den dicksten Fasern des ganzen Gehirns. Sie erfüllen in Fig. 13 die ganzen Ventrai- und Lateralstränge. Ganz besonders mächtig ist die Entwicklung der hier erwähnten Formation im Gebiete der Vestibularisendigung, offenbar weil dieser Nerv den Muskeltonus vermittelt. Die mächtigen Zellen die hier liegen und ihre langen dicken Axenzylinder sind damals, als wir den Octavus

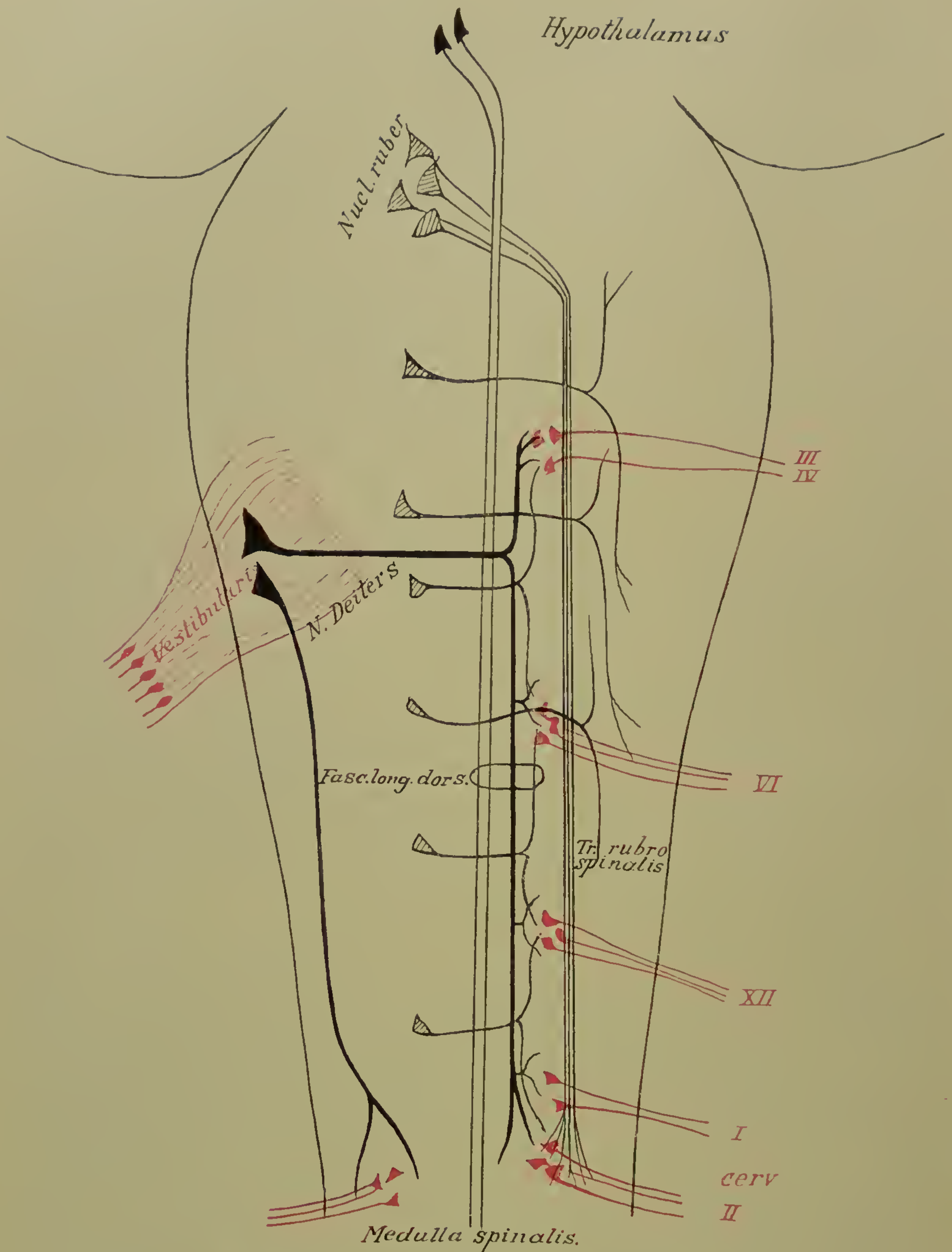


Fig. 83.
Schema des Nucleus motorius tegmenti.

studierten, geschildert worden. Bei allen Tieren, für deren Motilität der Schwanz das Hauptorgan bildet, ist der in das Rückenmark ziehende Anteil besonders mächtig, so bei den Fischen, den Cyklostomen und den Tritonen. Fig. 33 gibt ein Bild von der Menge und der Größe

der zum Rückenmark ziehenden Bahnen aus dem motorischen Haubenkerne. Jenseits der wasserlebenden Tiere rückt, wie bereits in der vorigen Vorlesung erwähnt wurde, der Acusticusanteil des Systemes weit lateral aus der Oblongata fast heraus unter das Kleinhirn. Aus diesem, hier Deiters'scher Kern genannten Anteile kommen ganz wie aus den anderen Abteilungen des motorischen Haubenkernes auf- und absteigende Bahnen. Alle ziehen gemischt mit vielerlei anderen Fasern, unter denen auch solche aus Hirnnervenwurzeln vorkommen, dicht unter dem Boden der Rautengrube, ein mächtiges und in der ganzen Tierreihe konstantes Bündel bildend dahin. Dieser auf sämtlichen in den drei letzten Vorlesungen demonstrierten Bildern sichtbare Faserzug heißt Fasciculus longitudinalis dorsalis (Fig. 65). Er enthält, wenn ihn die zu den Augenmuskelkernen aus der Octavushöhe ziehenden Fasern verlassen haben, caudalwärts nur absteigende Bahnen, die zunächst alle in die Ventralstränge des Rückenmarkes eintreten. Das dorsale Längsbündel führt aus allen Teilen der Haube, selbst aus der des ventralen Thalamus abwärts gehende Faserzüge.

Überall, wo Zellgruppen des Nucleus motorius tegmenti liegen, enden aus dem Kleinhirne herziehend direkte oder gekreuzte Fasern des Tractus cerebello-tegmentalis.

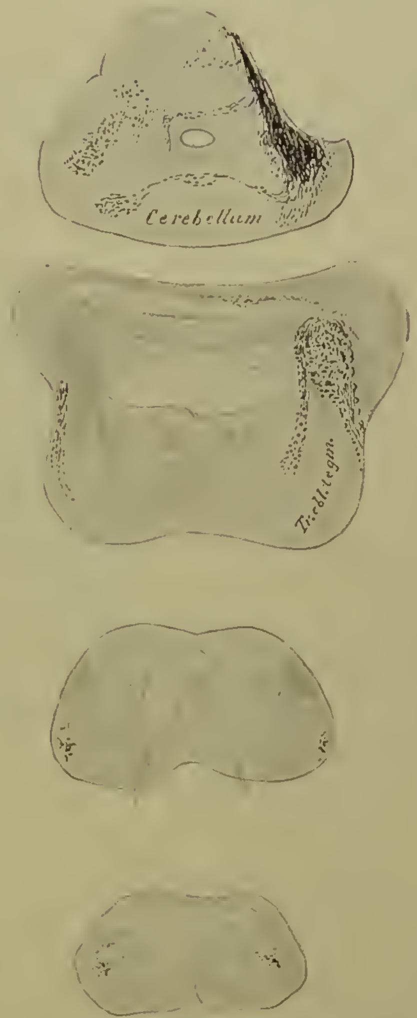


Fig. 84.

Zerstörung der rechten Kleinhirnhemisphäre bei einer Taube. Degeneration des zur Oblongata und dem Rückenmark ziehenden Tractus cerebello tegm.

Es gibt in der Haube des Säugergehirnes einen mächtigen vielgefalteten Kern, die Oliva inferior, zu dem ganz ebenso wie zum Nucleus motorius tegmenti Fasern aus der gekreuzten Kleinhirnhälfte ziehen und aus dem sich, wie aus jenem Kerne abwärts ziehende Fasern entwickeln. Er hat einige ihm durchaus ähnlich gebaute Nebenkerne, die Olivae accessoriae. Ein solcher gefälteter Kern ist bisher noch bei keiner anderen Tierklasse gefunden worden, wohl aber kennen wir bei Amphibien, Reptilien und Vögeln ventrolateral an der caudalen Oblongata, also ähnlich wie die Olive der Säuger gelagerte Kerngruppen, die Homologa sein könnten. Es ist möglich, daß sie ventrale Abschnitte des motorischen Haubenkerns darstellen und daß die Oliven nur specielle Differenzierungen der gleichen Kernmasse darstellen, die dann aber auch Fasern in das Kleinhirn senden müßten, denn die Hauptmenge der Faserung an der Säugerolive verläuft kleinhirnwärts. Am besten ist die Olive beim Menschen und den Anthropomorphen ausgebildet. Vielleicht dient sie dem aufrechten Gange.

Die Haube besitzt in der später zu schildernden Commissura posterior des Mittelhirnes eine Querverbindung. Wie weit caudalere Haubenabschnitte an ihr partizipieren, ist unbekannt; bei Säugern und Vögeln aber lassen sich jedenfalls Anteile degenerativ bis in die Höhe der Acusticuskerne verfolgen. Sie sind ganz wie die gleichartigen Züge des Mittelhirnes beiderseits von dem dorsalen Längsbündel gelagert.

Verbindungen der Oblongata mit dem Mittelhirne.

Es ist früher gezeigt worden, daß aus dem Rückenmarke, wahrscheinlich aus den Endgebieten der receptorischen Nerven, Fasern

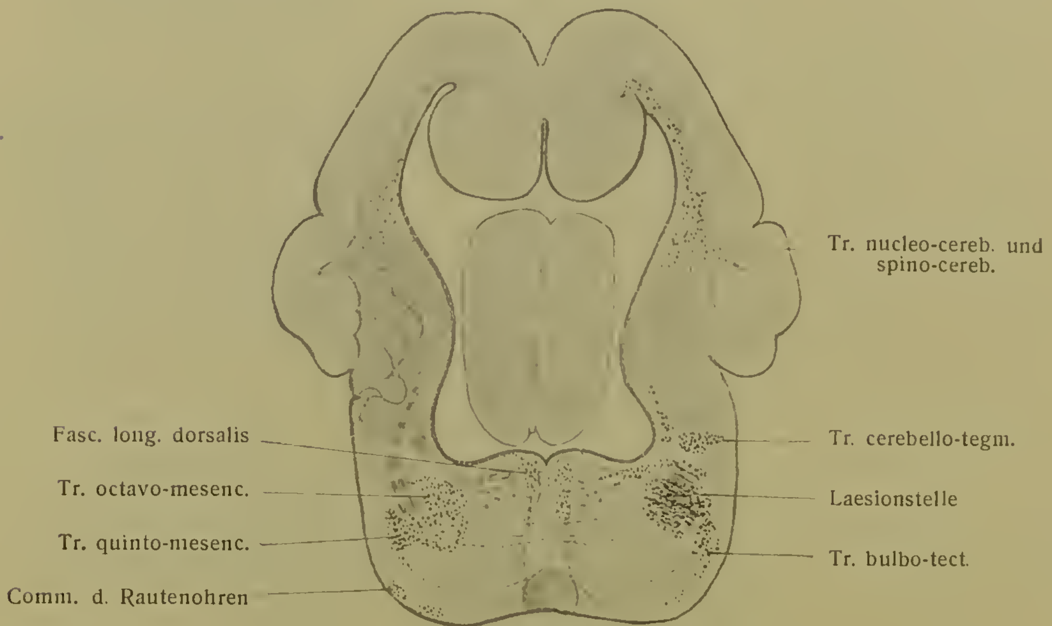


Fig. 85.

Scyllium. Durchschneidung der Oblongata in Octavushöhe. Aus der Läsionsstelle rechts entwickeln sich die degenerierten Tractus bulbo-tectales. Daneben sind natürlich Anteile des Tractus cerebello-tegmentalis und lange Associationsbahnen innerhalb der Tractus aus dem Nucleus motorius tegmenti, so das dorsale Längsbündel, zum Teil entartet.

hinauf zum Mittelhirndache ziehen. Zu diesen Tractus spino-tectales gesellen sich in der Oblongata die sehr viel mächtigeren Tractus bulbotectales. Diese lassen sich ganz sicher als Faserzüge aus den Endkernen der sensiblen Nerven — Octavus, Trigeminus — erkennen. Sie verlassen diese Kerne in einwärts gerichtetem oft geschweiftem Zuge Fig. 85 und wenden sich zum Teil direkt, zum Teile nachdem sie in der Raphe gekreuzt haben, frontalwärts zum Mittelhirndache.

Die Fig. 85 zeigt wie ein großer Teil dieser Bahnen entartet, wenn die Oblongata durchschnitten wird.

Sehr deutlich sind die Kreuzungsbündel des bulbo-tectalen Systemes in den Abbildungen Fig. 62, 63, wo man sie aus dem Octavus- und dem Quintusbereiche nach der Mittellinie ziehen sieht.

Bei den wasserlebenden Tieren, wo sich dem Acusticus noch das Lateralsystem zugesellt, sind die sekundären zum Mittelhirn gelangen-

den Bahnen besonders mächtig. Sie sammeln sich da immer in einem starken Zuge, einem lateralen Längsbündel (Fig. 85), beiderseits von der Mittellinie an, und ziehen nicht in das Tectum selbst, sondern in einen speziellen jenem verwandten Apparat, das Ganglion mesencephali laterale. Auch bei den anderen niederen Vertebraten verläuft ein guter Teil der bulbo-tectalen Bahn in analoger Gegend der Seitenstränge.

Das System ist an normalen Präparaten kaum rein zu erkennen. denn es verlaufen in seiner nächsten Nähe ja zahlreiche Associationsfasern, und da, wo seine Bahnen sich entwickeln, auch descendierende Wurzelfasern. Dazu kommt, daß seine Lage nicht immer die gleiche ist. So gesellen sich bei Petromyzon die Bündel den nachher zu erwähnenden absteigenden Zügen aus dem Mittelhirne zu, welche an der Oblongatabasis liegen.

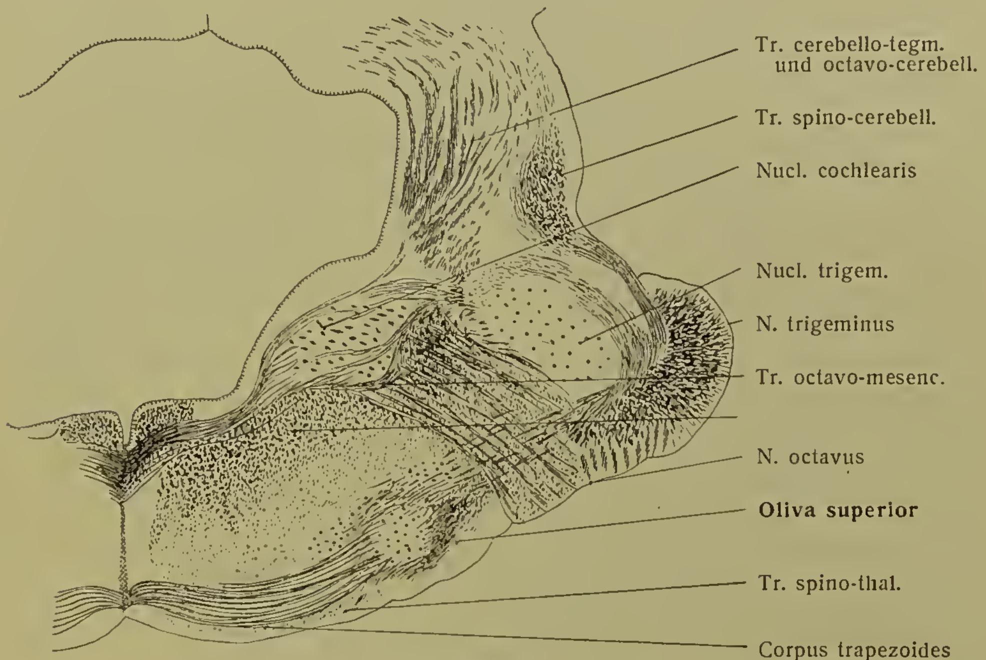


Fig. 86.

Crocodilus nilot. Die secundären Acusticusbahnen. Schnitt in der Höhe des Octavusaustrittes.

Sobald sich mit der Ausbildung der Schnecke specifische Cochleariskerne aus dem allgemeinen Octavuscentrum abgelöst haben, also bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern, trennt sich auch die sekundäre Bahn aus diesen Kernen von der Gesamtheit der übrigen sekundären Hirnnervenfaserung ab und läuft als gesondertes Bündel zunächst medial und ventral, kreuzt wie das ersterwähnte Bündel, aber erst nach Einschaltung eines oder mehrerer Kerne die Raphe um ebenfalls im Mittelhirne zu enden. Bei Amphibien und Sauropsiden liegt die Endstätte noch im Ganglion mesencephali oder doch in dem diesem entsprechenden hier schon modificierten Abschnitte des Mittelhirns. Bei den Säugern ist der hintere Vierhügel und das Corpus geniculatum Endstätte der sekundären Cochlearisbahn.

Die Kerne zu denen sich der erwähnte Faserzug von seiner Kreuzung begibt, die Olivae superiores (Fig. 86), Platten großer Zellen,

sind immer, außer natürlich bei Fischen, wo die Wurzel ja noch fehlt, vorhanden. Ihnen liegen bei den Säugern, vielleicht auch bei Vögeln andere großzellige Kerne, die Trapezkörper an, die vielleicht nur eigenartige Ausbildungen des Nucleus motorius der Haube sind.

Da, wo sich in der Seitenwand der Oblongata diese ganze gewöhnlich als „Schleifenschicht" bezeichnete Faserung hinauf zum Mittelhirne wendet, sind ihr bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zerstreute Ganglienzellen eingelagert, die als Nucleus lemnisci bei Säugern geschildert worden sind.

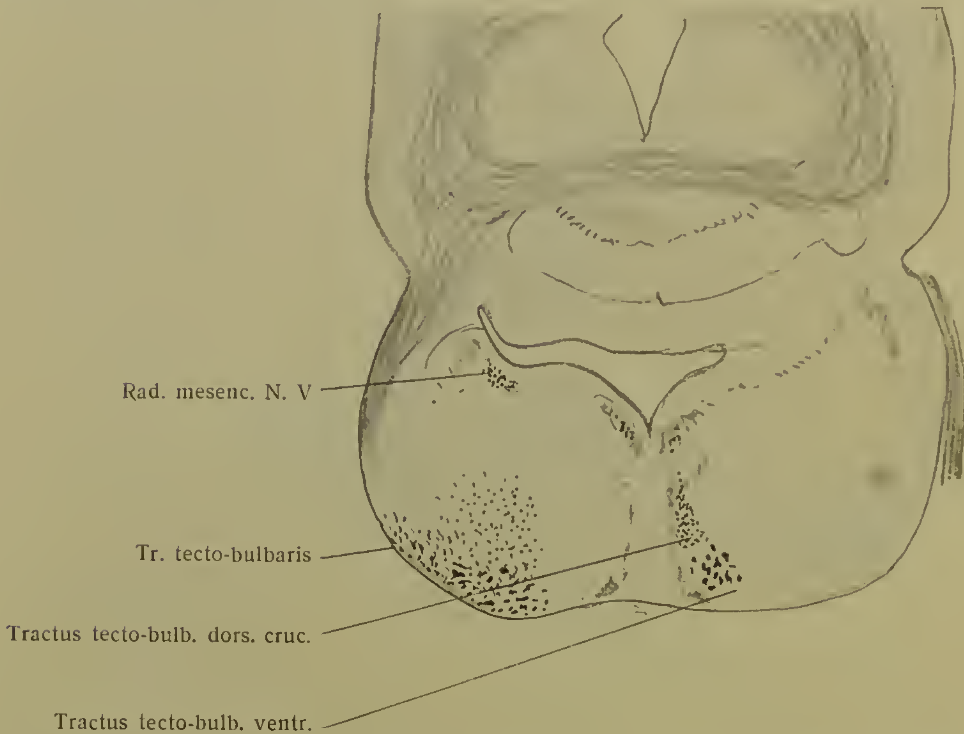


Fig. 87.
Taube, Oblongata nach Laesion des Mittelhirndaches. Die Tractus tecto-bulbares degeneriert.

Das Mittelhirndach sendet aber auch eine mächtige Faserung in die Oblongata herab. Aus seinem Dache entwickeln sich diese bei Fischen und Vögeln ganz besonders mächtigen Züge der Tractus tecto-bulbares. Ein kleinerer Teil zieht an der lateraleren Oblongatabasis ungekreuzt herab, ein größerer kreuzt schon im Bereiche des Mittelhirnes um dann dicht an der Mittellinie der Oblongata ventral zu ziehen (Fig. 85). Dabei läßt sich immer ein dorsalerer Abschnitt, der aus den medialsten Dachfasern hervorgegangen ist, von einem ventraleren sondern. Der erstere, das praedorsale Längsbündel, kann nur bis etwa Abducenshöhe verfolgt werden. Der ventrale ist bei den Fischen und Reptilien besonders mächtig. Er liegt direkt am ventralen Rande der Oblongata, vielfach gemischt den aufsteigenden Systemen, Fig. 85, 87. Seine innersten Bündel bilden bei Teleostiern einen eigenen starkfaserigen Zug, den man früher, weil er ganz da

liegt, wo bei Säugern die Pyramiden an der Oblongata hinabziehen, ebenfalls Pyramiden genannt hat.

Diese Dinge sind bei Fischen und Vögeln degenerativ gut festzustellen. Alle Fibrae tecto-bulbares, denen die Fibrae tecto-spinales angeschlossen sind, lassen sich allmählich abbiegend in die Gegend der Nervenkerne und in den Bereich des motorischen Haubenkernes verfolgen.

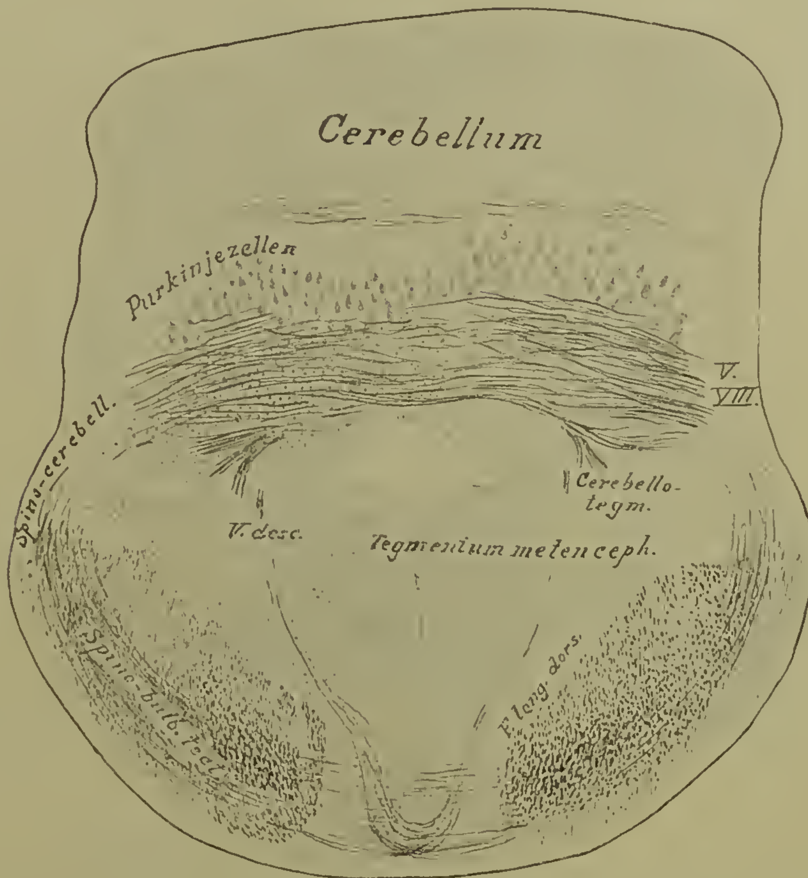


Fig. 88.
Vorderes Ende der Oblongata des Frosches.

Am frontalen Ende der Oblongata ziehen nun alle diese Züge, in das Mittelhirn hinauf. Hier hat sich im wesentlichen der Kernapparat erschöpft und die tecto-bulbäre oder „Schleifenfaserung" beherrscht das Bild. Je nach dem bei verschiedenen Tieren ganz verschieden großen Winkel, den Oblongata- und Mittelhirnaxe bilden, erhält man sehr verschiedene Querschnittsbilder. Das zeigt ein Vergleich der Figuren 89 und 90, die etwa dem gleichen Oblongataniveau entsprechen. Es ist deshalb zweckmäßig einige Beispiele näher zu betrachten. Auf der Fig. 88 demonstrierten Abbildung dieser Gegend vom Frosche liegt zwischen den mittelhirnwärts abbiegenden Faserzügen jeder Seite basal das Ganglion interpedunculare, zu dem man Fasern aus dem Thalamus die Tractus habenulo-pedunculares kreuzend zutreten sieht. Dorsal ist

an diesem auch sonst lehrreichen Schnitte der Eintritt der Kleinhirnanteile des Nervus trigeminus und Nervus octavus zu sehen und unter diesem, beiderseits von der Mittellinie, die Radix mesencephalica trigemini.

Noch besser ist die Einstrahlung der Mittelhirnfaserung an dem Präparate von Proteus zu sehen, das Fig. 89 bietet. Dieses blinde Tier hat, vielleicht gerade weil es blind ist, eine ganz enorme Mittelhirnfaserung. Sie ist gar nicht mit der des Frosches mehr zu vergleichen und ist, weil Proteus das Cerebellum fehlt, besonders leicht aus der Oblongata in das Mittelhirn zu verfolgen.

Bei den Fischen ist die Mittelhirn-Oblongataverbindung immer sehr mächtig und dadurch sind am frontalen Oblongataende relativ

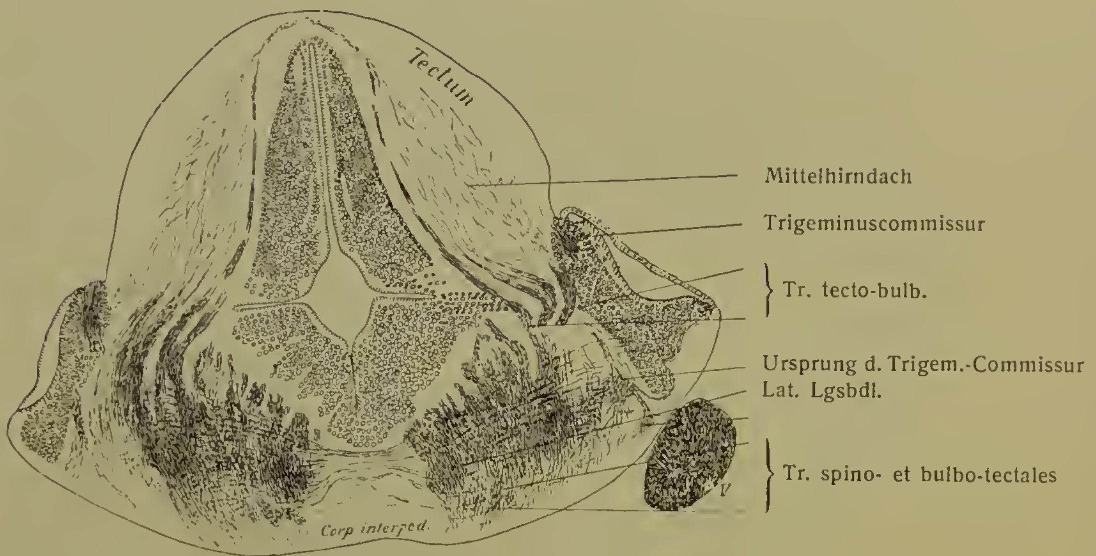


Fig. 89.
Frontalschnitt durch das frontale Oblongataende von Proteus anguineus.

complicierte Verhältnisse vorhanden. Das Mittelhirndach ist da sehr lang nnd es biegen deshalb hier nur Teile der Gesamtfaserung dorsalwärts, ein grösserer Anteil zieht zunächst noch weithin frontal. Auch durch die andersartige Lage des Mittelhirndaches unterscheidet sich das Bild von Amia, welches in Fig. 90 vorgelegt wird, von den Amphibienbildern.

Wollen Sie schließlich, um über diese ganze wichtige Faserung noch einen guten Überblick zu gewinnen, die beim Mittelhirn gegebene Figur 148 vergleichen, die jene zweifarbig schematisch wiedergibt.

Verbindungen mit dem Zwischenhirne.

Sie erinnern sich, daß bei vielen Vertebraten ein guter Teil der Hinterwurzelfasern nicht im Grau endet, sondern in den Hintersträngen hinauf zur Oblongata steigt. Dieser Teil der sensiblen Faserung ist also oben am Beginn der Oblongata noch ungekreuzt. Er mündet in

die Kerne der Hinterstränge ein, welche am Oblongata-Anfang sich den Hinterhörnern medial anlegen. Bei den Säugern, wo jene Kerne sehr mächtig sind, erkennt man nun mit Sicherheit, daß aus denselben ein mächtiges System von Bogenfasern entspringt, welches die Oblongata durchquert und in der Raphe kreuzt, um dann medial von den Tractus spino-tectales et bulbo-tectales zu beiden Seiten der ventralen Raphe hirnwärts zu ziehen und im Zwischenhirn zu enden (Fibrae bulbo-thalamici und bulbo-hypothalamici). Ganz

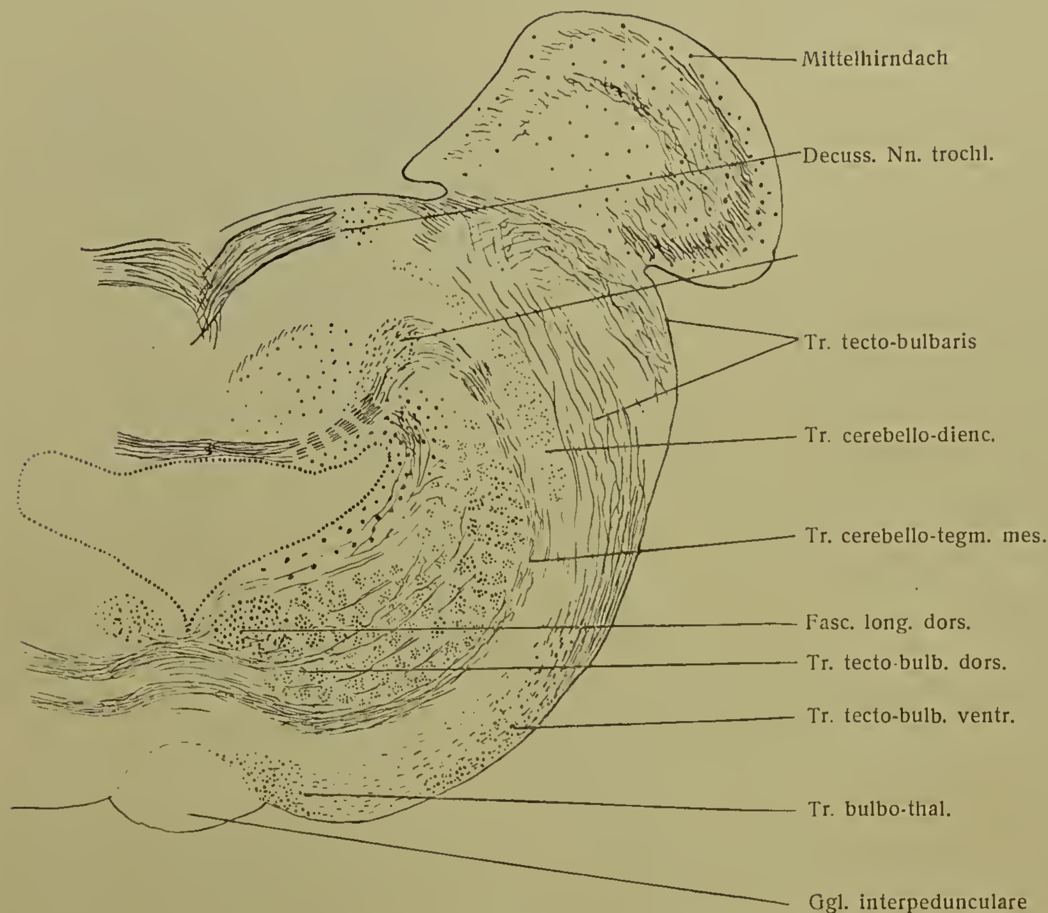


Fig. 90.

Amia calva. Frontalschnitt am vorderen Oblongataende.

die gleichen Bogenfasern werden bei allen Vertebraten von Myxine ab beobachtet, aber der Ursprung aus den Hinterstrangskernern ist außer bei Säugern nur noch bei Vögeln degenerativ sicher gestellt.

Diese Fibrae arcuatae internae medullae oblongatae sind also eine sekundäre Bahn aus Stätten, wo Hinterwurzelfasern enden. Sie führen den im Rückenmark noch nicht gekreuzten Rest der sensiblen Faserung hinüber auf die andere Seite, wo er sich dem bereits gekreuzten medial anlegt, aber stets als gesondertes Bündel hirnwärts zieht um (für Säuger, Vögel degenerativ nachgewiesen) im Thalamus zu enden.

In der Oblongata des reifen Huhnes, die in Fig. 91 abgebildet ist, sehen sie die Bogenfasern aus der Gegend der Hinterstrangkerne deutlich entwickelt und Sie erkennen auch, daß sie in das mit reichen Querschnitten erfüllte Areal beiderseits von der Mittellinie übergehen, indem ein guter Teil dahin kreuzt. Die Verfolgung auf einem einzigen Schnitte ist allerdings nicht gut möglich; deshalb zeigt die Abbildung Bogenfasern und Kreuzung nur in spärlichem Zusammenhang.

Die Tractus bulbo-thalamici und bulbo-hypothalamici bilden bei Säugern und Vögeln am ventralen Oblongatarande mit den Mittelhirnfasern die „Schleifenschicht“.

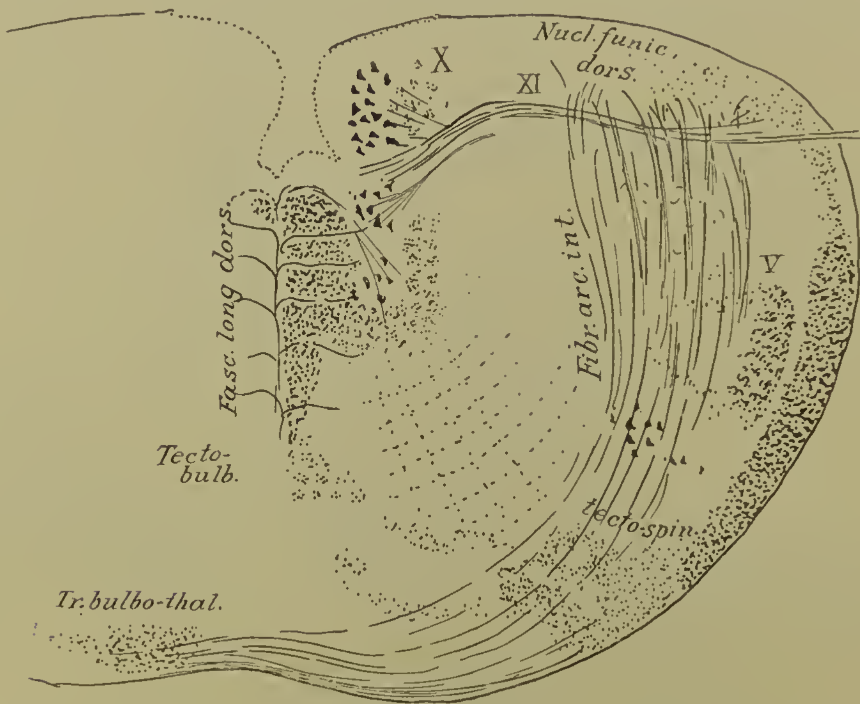


Fig. 91.

Huhn. Caudales Ende der Oblongata. Die Faserung aus den Hinterstrangkernen zum gekreuzten Thalamus.

Der Zug heißt Thalamusschleife. Bisher ist nur der Ursprung aus den Hinterstrangkernen, also nur ein spinaler Ursprung bekannt, doch weisen manche Beobachtungen, so eine Verbindung des Trigeminuskern mit dem Thalamus bei Sängern, darauf hin, daß auch ein Oblongataanteil vorhanden sein könnte. Bei der Taube ist jedenfalls ein Zug aus dem frontalen Trigeminuskern zum Zwischenhirn nachweisbar Fig. 93. Einen Überblick über die wichtige Faserung gibt (vom Menschen) Fig. 92 des ersten Bandes. Ich wiederhole sie hier aus didaktischen Gründen, weil das Gleiche im Prinzip überall vorliegt.

Verbindungen mit dem Vorderhirn.

Das Vorderhirn besitzt bei Cyclostomen und Fischen sicher keine Beziehungen zur Oblongata, aber auch bei Amphibien und Reptilien

sind solche bisher nicht nachgewiesen, vielleicht nur weil Degenerationsversuche fehlen. Bei Vögeln und Säugern dagegen steigen mehrere Bahnen aus dem Vorderhirn in das verlängerte Mark hinab. Zunächst zieht ein Faserbündel aus dem Lobus parolfactorius ungekreuzt in dorsolaterale Teile der Oblongata bis zum Halsmark (Tractus frontobulbaris. Dann können bei Enten und Papageien Fasern aus der dorso-medialen Vorderhirnrinde zu der ventro-medialen Peripherie der

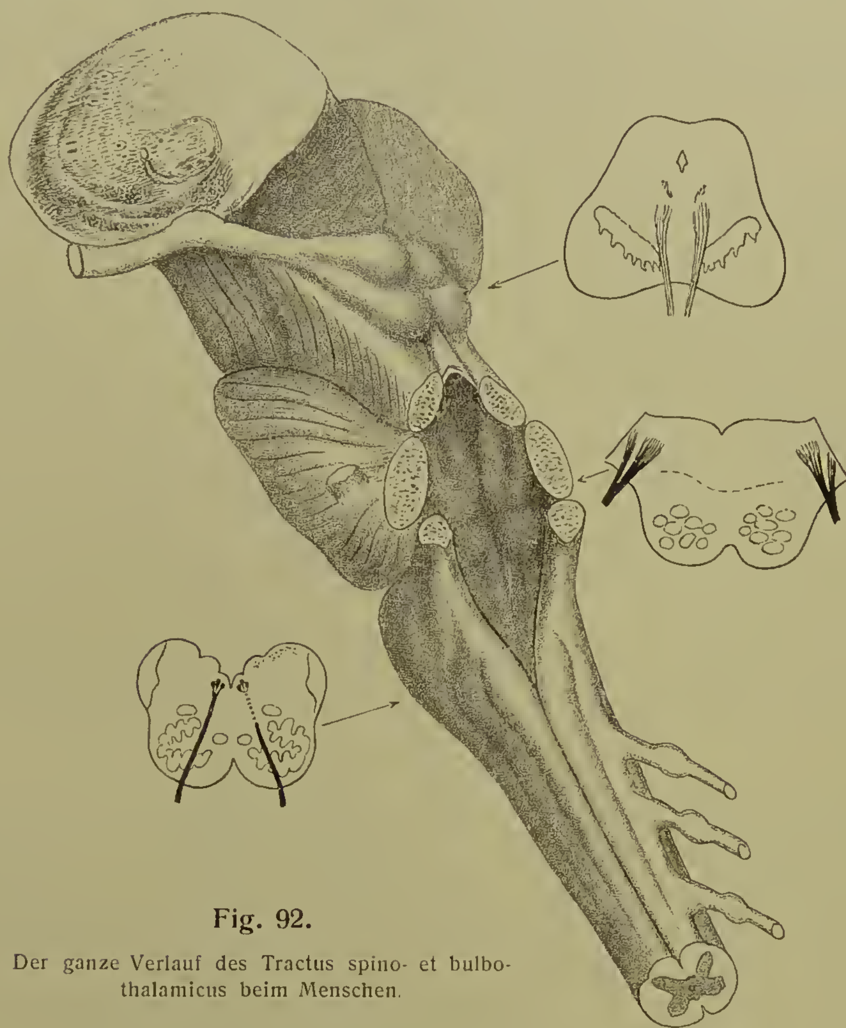


Fig. 92.

Der ganze Verlauf des Tractus spino- et bulbothalamicus beim Menschen.

Oblongata verschieden weit hinunter verfolgt werden (Tractus septobulbaris). Sie geraten hier ganz nahe an das Areal der Tractus tecto-bulbares cruciati mediales, bulbo-thalamici und bulbo-hypothalamici (Figur 93) und schließlich hat der Frontalabschnitt des sensiblen Trigeminuskernes noch eine besondere Verbindung mit der Vorderhirnbasis (Tractus quinto-frontalis), die, wie S. 109 erwähnt, wohl das erste centrale Bahnstück des „Oralsinnes" darstellt.

Bei den Säugern dringt eine Bahn aus dem Großhirn hierher herunter, die zum Teil in den nur hier vorhandenen Brückenganglien, großen Kernen bleibt, zum Teil in den Kernen der motorischen Hirnnerven,

mit ihren letzten Ausläufern auch im Rückenmarke endet, wo wir sie bereits als Tractus cortico-spinalis kennen gelernt haben. Dieser wichtige Zug ist in den Vorlesungen, welche speziell vom Säugergehirn handeln, näher beschrieben worden. Hier sei nur angeführt, daß seine Fasern bei Säugern oben am Oblongatabeginn zu gutem Teil kreuzen und dann als zwei mächtige Stränge — Pyramiden — ventral von den Vordersträngen und der Schleife liegen. Sie bilden da eine einfache Addition zu dem Bilde, welches ich Ihnen von den niederen Vertebraten demonstriert habe. Manchmal werden Kinder ohne Grosshirn geboren. Ihnen fehlen dann die Pyramidenstränge und dann gleicht ihre Oblongata ganz derjenigen der niederen Vertebraten.



Fig. 93.

Ente. Laesion der dorsomedialen Vorderhirnrinde. Die zum Bulbus abziehenden Bahnen des Tr. septobulbaris entartet. Die Lage des Tr. quinto-frontalis und des Tr. quinto-diencephalicus angegeben.

Schlußübersicht.

Gegenüber dem Rückenmarke ist die Oblongata charakterisiert durch die enorme Entwickelung der Nervenendkerne, die vorwiegend einen viscerosensiblen und somato-sensiblen Charakter haben. Die viscero- und somato-motorische Innervation ist geringer. Die sensiblen Nervenendkerne sind, wie die Hinterhörner des Rückenmarkes dorsolateral, die motorischen Ursprungskerne sind medial und ventral angeordnet. Von hier aus durchbrechen dann die Nervenwurzeln, zumeist auf dem kürzesten Wege die ganze übrige Faserung. Diese Kerne besitzen alle enorme innere Associations- und Commissurenbahnen und zahllose die Mittellinie überschreitende Bogenfasern verbinden sie mit dem Mittelhirne. Die so entstehenden Längsbahnen sind zumeist an die ventrale und an die laterale Peripherie gelagert. Die Verbindungen mit weiter frontral liegenden Hirngebieten sind wenigstens bei den niederen Vertebraten gering. Sie sind an der medialsten Basis zum suchen. Dagegen bestehen zahlreiche Verbindungen mit dem Kleinhirne. Die sensiblen Endkerne senden in ihrer Mehrzahl Fasern hinein und das Kleinhirn sendet eine Menge Faserzüge in

einen mächtigen überall der Oblongata eingelagerten Apparat, den motorischen Haubenkern. Dieser Kern ist wahrscheinlich der Hauptassociationskern der Oblongata. Die Fasern aus ihm ziehen teils gleichzeitig, teils durch Bogenzüge die Raphe überkreuzend frontal- und caudalwärts. Die gekreuzten sind nahe der Mittellinie ganz dorsal zu dem Fasciculus longitudinalis dorsalis vereint. Einige, die ganz frontal im Mittelhirne entspringen und kreuzen, die Tractus rubrospinales, ziehen weiter lateral rückenmarkwärts. In bestimmten Nervengebieten nimmt der motorische Associationsapparat enorm zu, so im vestibularen. Diese Abschnitte — Deitersscher Kern etc. — machen denn auch die Hauptmasse der Fasern des dorsalen Längsbündels aus.

Wie im Rückenmarke so gilt auch in der Oblongata die topographische Regel, daß die längeren Fasern peripher sich lagern. Deshalb findet man an der Basis die spinotectalen Fasern, denen sich dann etwas lateraler die bulbotectalen anlegen. Ganz lateral findet man die aus dem Rückenmarke zum Kleinhirn ziehenden Bahnen. Diese Längszüge bedecken die langen absteigenden Wurzelzüge des Trigeminus, Octavus und Vagus von außen her und dieser Gesamtapparat umschalt dann den Kernapparat, sowie die einzelnen Teile des überall zerstreuten mächtigen Associationsapparates.

Bei den Fischen ist der Eigenapparat, der durch diese Kerne und ihre inneren Verbindungen gebildet wird, ist also die Möglichkeit kurzer Reflexe sehr viel reichlicher gegeben als bei den höheren Vertebraten, wo man ganz deutlich mit dem Abnehmen des inneren Eigenapparats eine Zunahme der zu frontaleren Centren gehenden Bahnen konstatiert.

Wir können unsere Übersicht über den Bau der Oblongata hier zunächst abschließen. Nun, wo Sie erfahren haben, welche wichtigen Ursprungs- und Endkerne hier liegen, welche mächtigen Associationssysteme das Ganze erfüllen und alle seine Höhen unter einander und mit höheren und tieferen Centren verknüpfen, welche wichtigen Verbindungen aus der Oblongata zu anderen Hirnteilen laufen, nun wird es Ihnen wohl begreiflich werden, warum gerade dieser Hirnteil der wichtigste für die Fortexistenz des Lebens ist. Man kann einerseits einem niederen Wirbeltiere alles entfernen, was vor der Oblongata liegt, ohne seine vitalen Funktionen so zu beeinträchtigen, daß der Tod einträte und kann andererseits das ganze Rückenmark entfernen, ohne daß zunächst mehr sichtbar würde, als komplete motorische und sensible Lähmung. Nur den Ausfall des verlängerten Markes, des mächtigen Ursprungscentrums der wichtigsten Nerven und des großen Coordinationscentrums erträgt kein Wirbeltier länger.

Der Wichtigkeit der Oblongata für die Existenz des Tieres entspricht auch der Umstand, daß dieser Hirnteil früher als irgend ein anderer der Ausbildung sich nähert. Wenn im ganzen frontalen Hirnabschnitt noch keine Faser markhaltig ist, umgeben sich schon die Hirnnerven

mit Mark und bald nachher auch die centralen Bahnen, die Tractus tecto-nucleares. Nur das dorsale Längsbündel ist um diese Zeit schon markhaltig.

So ist die junge Fischbrut, die früh selbständig schwimmen und Plankton suchen muß, zunächst nur mit dem Hirnnervenapparate fertig versehen, ja der kleine Torpedo von 11 cm Länge hat bereits markhaltige, also zur Funktion geeignete elektrische Nerven.

Elfte Vorlesung.

Das Kleinhirn.

D i e F o r m. Dorsal von der mächtigen Oblongatafaserung liegt, mit ihr immer durch einige Züge verbunden, das K l e i n h i r n. Es geht caudal in den Plexus choroides ventriculi quarti und frontal in eine dünne Platte, das V e l u m a n t i c u m über, welche hinüber zum Dache des Mesencephalon führt.



Fig. 94.

Halbschematische Sagittalschnitte durch Vertebratengehirne. Das Cerebellum geschwärzt, um dessen relative Größe zu zeigen.
A. Ein Rochengehirn. *B*. Ein Amphibiengehirn. *C*. Forellenembryo. *D*. Vogelhirn.

Wenn sie die Fig. 94 abgebildeten Schnitte durchmustern, so wird Ihnen auffallen, daß kein Hirnteil, ausgenommen etwa das Vorderhirn, so viele Variationen der Ausbilduug aufweist, als dieser. Aber das Kleinhirn ist nicht, wie das Vorderhirn, bei höheren Tierklassen weiter ausgebildet, als bei niederen. Wir begegnen vielmehr bei nahe verwandten Arten sehr bedeutenden Differenzen. Die einfachste Form, in der wir ein Kleinhirn finden, weisen die Cyclostomen und die Amphibien auf; die dem Mittelhirn zugewandte Seite des Hinterhirndaches ist zu einer d ü n n e n, q u e r ü b e r d e n V e n t r i k e l g e s t e l l t e n

Platte verdickt. Diese Platte geht beiderseits in die Seitenwände der Oblongata über. Auch die Reptilien besitzen kein wesentlich höher stehendes Organ. Aber bei denjenigen unter ihnen, welche schwimmen (Alligator, Krokodil, Chelone midas, Fig; 95), ist die Platte um das Doppelte vergrößert und erstreckt sich auch auf die caudale Seite des Daches. Die großen Schwimmer, die Knochenfische nnd besonders die Selachier, besitzen eine Kleinhirnplatte, die so enorm ausgebildet ist, daß sie sich in massenhafte Querfalten legen muß (Fig. 94A), ja bei den Teleostiern sich unter das Mittelhirndach in den Aquäduct hinein vorstülpt (Fig. 94C). Aber die Wenigschwimmer unter den Teleostiern, die Schollen z. B., haben wieder relativ kleine Organe. Und von so nah verwandten Tieren, wie den Aalen, hat Anguilla vulgaris, ein Schlammleber, ein kleines, Conger, der mächtige Meeresaal,

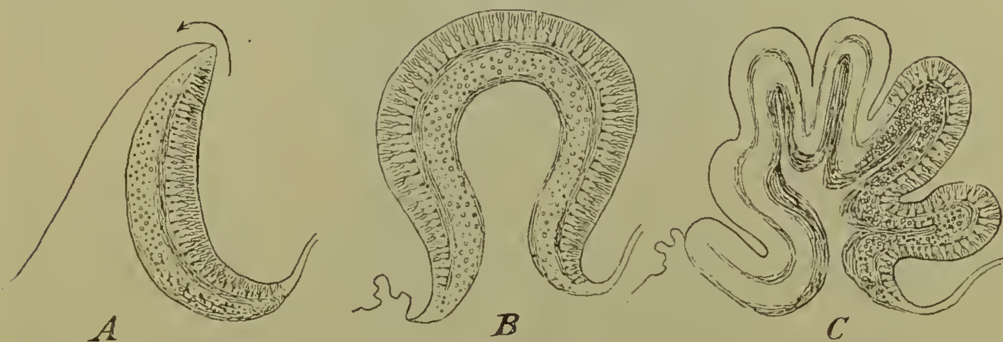


Fig. 95.

Etwas schematisierte Sagittalschnitte durch *A* Eidechsengehirn, *B* Typus von Chelone und Alligator, sowie Crocodilus, *C* Typus der Vögel und Säuger. Zur Demonstration der Vergrößerung des Kleinhirnes mittelst Umbeugen der Cerebellarplatte in der Richtung des Pfeiles über *A*. Das frontale Ende liegt rechts.

ein großes Kleinhirn. Im Schlamm lebende Dipnoi und die sehr wenig schwimmenden, fast sedentären Tritonen haben wieder ein kleineres Cerebellum, das bei Proteus sogar ganz fehlt. Auch bei der Myxine, die angesaugt an Steinen oder im Innern von Fischen dahinvegetiert, fehlt das Cerebellum ganz.

Man versteht den so entstandenen Körper am leichtesten, wenn man ihn zunächst als einen Sack auffaßt, welcher über der Oblongata ruht, vorn in das Mittelhirndach, hinten in die häutige Decke der Oblongata übergehend. Die Wände dieses Sackes verdicken sich wahrscheinlich nur durch Wucherung in den lateralen Teilen. Durch reichliche Ein- und Ausstülpungen kommt es zu außerordentlich wechselnden Kleinhirnformen, selbst bei Tieren, die sich sehr nahe stehen. So findet man z. B. in der Reihe der Knochenfische oder der Selachier wohl keine zwei Arten mit völlig gleichem Cerebellum. Aber es ist doch immer jeglicher Kleinhirntyp, auch derjenige der Vögel und Säuger aus Einstülpungen und Wachstumvergrößerung einer einfachen Platte ableitbar, welche den Ventrikel überdeckt.

Bei den mächtigen Schwimmern, den Selachiern, erreicht das Cerebellum eine andersartige und ganz enorme Ausbildung. Der Hauptkörper des Sackes wird durch mehrere transversale Furchen — sie wechseln nach den Arten — in eine Anzahl Lappen getrennt und der caudale Abschnitt erfährt eine, übrigens auch bei den Ganoiden noch nachweisbare besondersartige Ausbildung. Es stülpt sich beiderseits vom caudalen die Rautengrube überquerenden Mittelstück, der

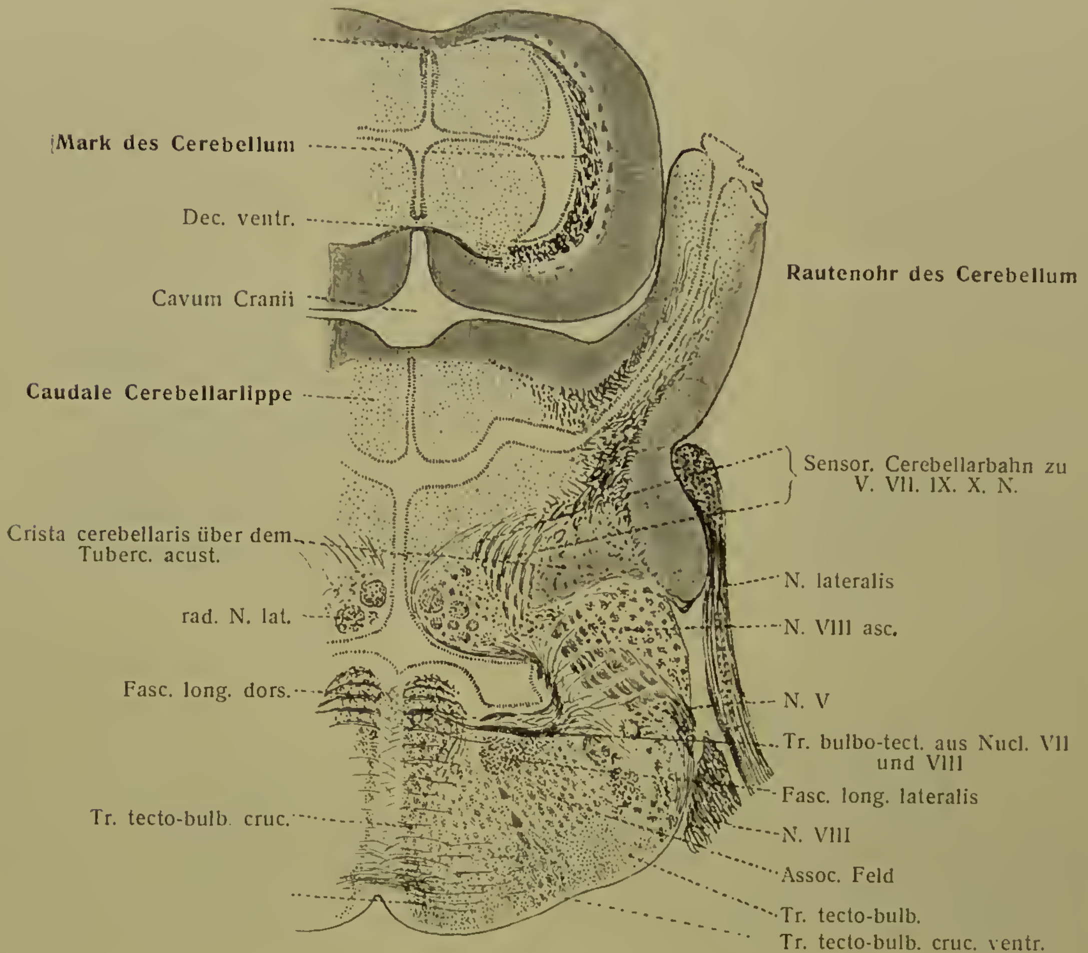


Fig. 96.

Frontalschnitt durch Oblongata und Cerebellum von Scyllium. Caudale und caudal-laterale Ausstülpungen des Cerebellums.

Kleinhirnlippe, die Seitenwand zu einem hoch in den Schädel hinaufragenden Sack aus, den man zweckmäßig als Rautenohr bezeichnet.

Ein Blick auf den Schnitt Fig. 96 von Scyllium zeigt Ihnen die Rautenohren und die caudale Kleinhirnlippe. Darüber liegt das Mittelstück des Cerebellum, dessen Zusammenhang mit der caudalen Falte weiter frontal auf den Schnitten von Fig. 79 und 112 sichtbar ist. Der Schnitt Fig. 96 reiht sich direkt an den Fig. 69 abgebildeten an. Wollen Sie, um überhaupt einmal eine Übersicht über die Faltungen, wenigstens an einem Selachiergehirne zu bekommen, nun die Schnitte

Fig. 63, 69, 79, 85 speziell auf das Kleinhirn hin noch einmal durchgehen.

An dem Fig. 97 abgebildeten Kleinhirne von Lamna erkennen Sie besonders gut die mächtige Faltung des Gesamtapparates, die sich hier auch auf die über dem Trigeminus eben sichtbaren Rautenlippen erstreckt.



Fig. 97.

Seitenansicht des Gehirnes von Lamna cornubica, ca. 1 : 3.

Wie die Faltung der Kleinhirnplatte innerhalb einer einzigen Ordnung wechselt, das zeigen die drei Schnitte durch Haigehirne, welche Fig. 98 bringt.

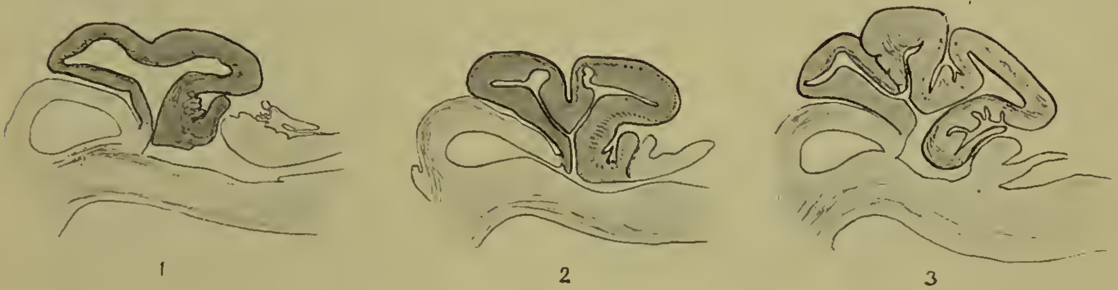


Fig. 98.

Drei Sagittalschnitte dicht an der Medianlinie durch Kleinhirne von Haien.
1. Centrophorus, 2. Acanthias, 3. Galeus canis.

Das Kleinhirn der Teleostier hat im allgemeinen die Form, welche Fig. 99 zeigt, nämlich die eines hinten weithin über die Oblongata hinweghängenden Körpers, an dessen Seiten sich je eine Verdickung, über dem Austrittgebiete des Trigeminus etwa, findet. Diese Verdickung wird bei Fischen durch eingelagerte Kerne, bei Vögeln durch das hier eindringende frontale Ende des Trigeminuskernes bedingt. Caudalwärts setzt sich die Formation der Kleinhirnlamelle ein Stück über die Tubercula acustico-lateralia fort, die mächtigen Endkerne des Octavus und der Lateralnerven. Diese großen Endkerne sind gewissermassermaßen unter die Kleinhirnlamelle eingewachsen. Das gleiche findet man bei den Selachiern. Das über die Kerne weg-

gelagerte Kleinhirnstück heisst Crista cerebellaris. Es zieht sich naturgemäß beiderseits an der Oblongata ein Stück caudalwärts als eigener, eben durch die Kerneinlagerung gebildeter Wulst. An Fig. 97 ist er, direct hinter Nr. VIII, gut zu sehen, ebenso auf dem Querschnitt Fig. 96.

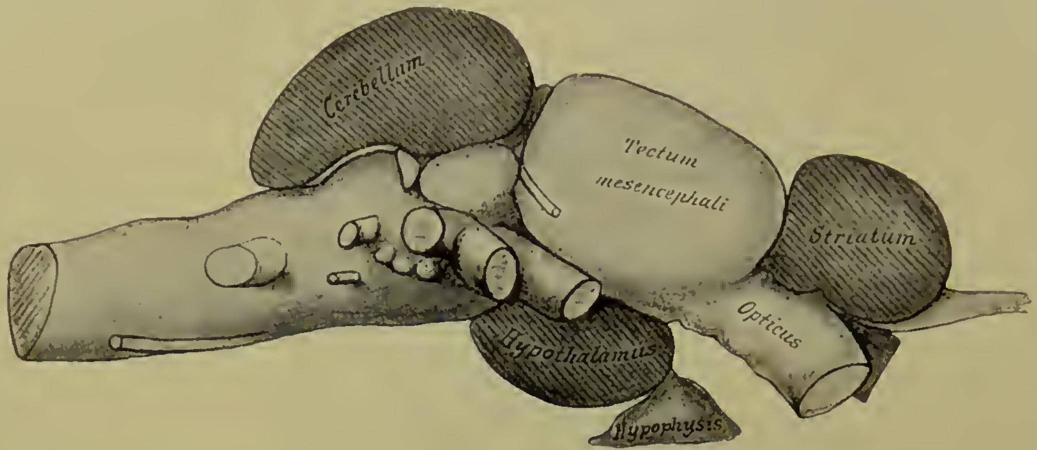


Fig. 99.
Das Gehirn von Gadus morrhua, Schellfisch.

Das Mittelstück überragt frontal fast immer um ein Stück das Vierhügeldach und mit seinem ventralen Abschnitt wächst es sogar unter dieses, in den Aquaeductus hinein. Dieser Abschnitt wird Valvula cerebelli genannt. Die Valvula, wie überhaupt die mächtige Entwickelung des Cerebellums wird dadurch bedingt, daß gerade bei den Teleostiern im Kleinhirne große Faserzüge zu den Lobi inferiores des Hypothalamus entspringen. Mit diesen Hirnteilen steht die Valvula in einem relativen Größenverhältnisse. Manchmal, so beim Thunfische — Thynnus — findet sie selbst unter dem breiten Mittelhirndache nicht genügend Platz. Dann legt sie sich hier noch in sagittal gerichtete Falten.

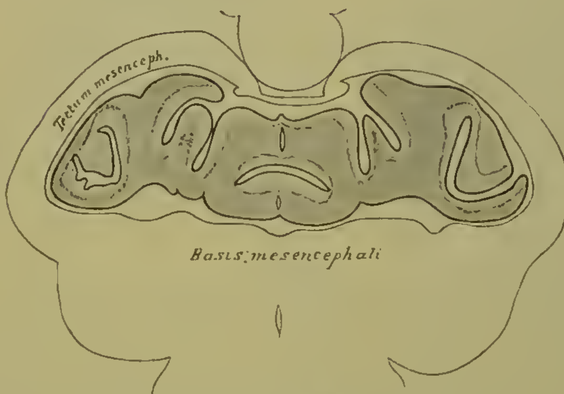


Fig. 100.
Frontalschnitt durch dns Mittelhirndach des Tunfisches, Thynnus vulg. Die in Falten gelegte Valvula unter dem dünnen Dache, mitten im Aquaeductus Sylvii.

Bei den Ganoiden erreicht das Kleinhirn keine so enorme Entwickelung, auch ist der valvuläre Abschnitt immer nur klein, er reicht bei Amia und Lepidosteus kaum unter das Mittelhirndach und ist gar nicht mit der Ausdehnung bei Teleostiern zu vergleichen. Das Lepidosteusorgan erinnert eher an ein embryonales Selachiercerebellum.

Bei den Vögeln, wo der Flug natürlich besondere Ansprüche stellt, kompliziert sich der Windungstypus sehr. Nun wird, was bei den Selachiern anfing, die Einstülpung der Dorsalwand durch Querfurchen, zu einem durchgehenden und reich ausgebildeten Charakteristicum.

Man darf aber nicht erwarten etwa bei den großen Fliegern sehr viel größere Entwickelung der Faltung zu finden, als bei den Vögeln, die nicht fliegen. Denn es stellen Körpergröße, Höhe der Beine etc. an diese letzteren wieder andersartige statische Anforderungen.

Die Kleinhirnlamelle mit den unter sie gelagerten Kernen bildet den Eigenapparat des Cerebellums.

Zur Histologie. Sie haben schon früher erfahren, daß das Kleinhirn sich ontogenetisch aus einer einfachen Platte entwickelt und heute haben Sie gesehen, daß es auch phylogenetisch sich gleichartig verhält. Durch Fältelung der Platte und Verdickung ihres Seitenteils entstehen alle die mannigfachen Kleinhirnformen, immer aber handelt es sich im wesentlichen nur um eine Oberflächenvergrößerung. Mag die Platte oben oder unten hin kommen, mag sie isoliert und klein oder zu mächtiger Ausbildung gediehen sein, immer ist sie gleichartig gebaut. Nehmen wir als Ausgangspunkt weiterer Betrachtung das Cerebellum der Reptilien, weil es eine einfache dünne Platte ist, welche quer über dem Ventrikel senkrecht zur Längsaxe des Gehirnes scheitelwärts ragt. Wir können dann eine Facies frontalis unterscheiden, welche dem Mittelhirndache zugewendet ist und eine Facies caudalis. Ein Schnitt läßt sofort erkennen, daß beide verschiedenen Aufbau haben. Der caudale Abschnitt besteht aus einer an Ganglienzellen reichen Platte, der frontale nimmt im wesentlichen nur Dendriten aus dem hinteren auf.

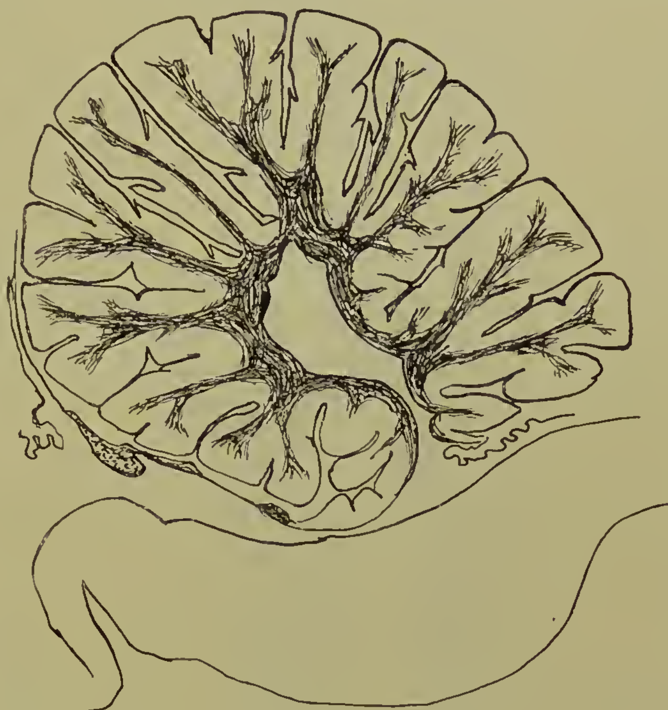


Fig. 101.
Sagittalschnitt durch das Gehirn des Strauß, Struthio camelus.

Gerade auf der Grenze beider Schichten liegt eine Lage großer und bei allen Wirbeltieren außerordentlich ähnlich gebauter Zellen, die Schicht der Purkinjeschen Zellen. Diese senden ihre

Dendriten zum größten Teile frontalwärts, wo sie dann mächtig aufzweigen und mit ihrem Geäste die frontalste Schicht, die Molecular-

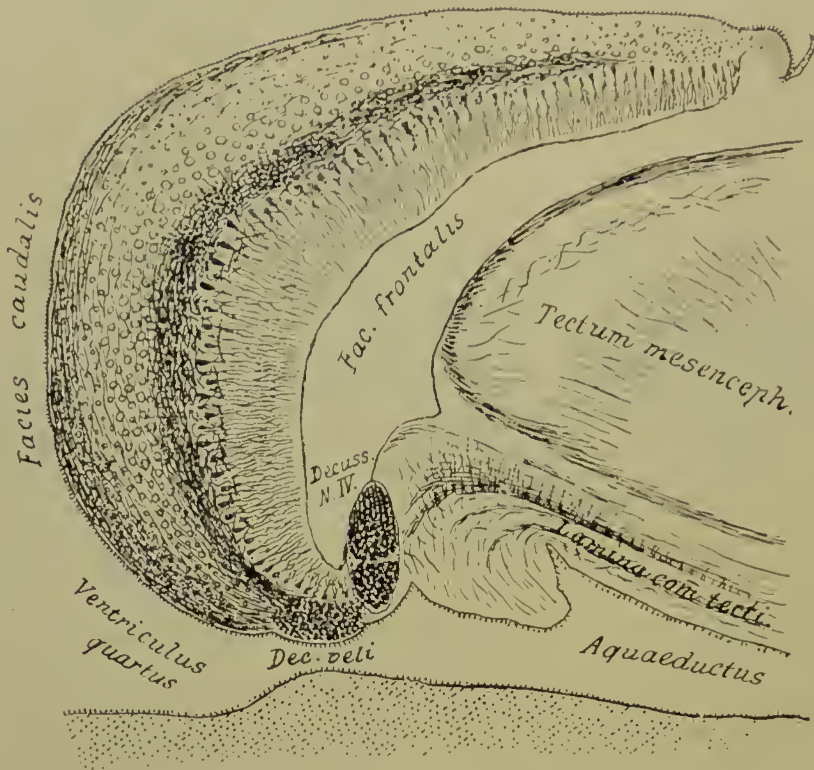


Fig. 102.
Sagittaler Medianschnitt durch das Cerebellum der Wüsteneidechse, Varanus griseus.

schicht des Kleinhirnes erfüllen. Ihre Axenzylinder aber senden diese Zellen caudalwärts. Sie bilden ein mächtiges Faserwerk, dessen Enden in die Kleinhirnarme geraten. Diese Arme treten bei den Reptilien von beiden Seiten her an das Cerebellum heran und was sie ihm von Fasern entführen oder zuführen, verläuft in den Plexus, den Sie teils dicht unter den Purkinjeschen Zellen, teils in der ventralen Kleinhirnschicht, der Körnerschicht erkennen.

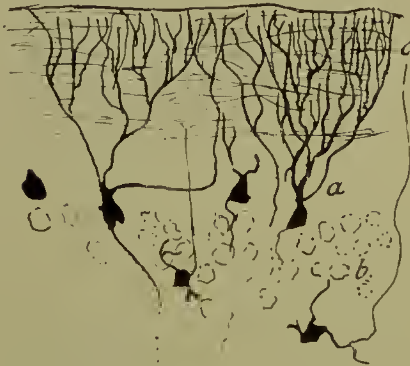


Fig. 103.
Aus der Kleinhirnrinde der Ellritze, Phoxinus laevis. *a* Purkinjesche Zellen, *b* Zellen der Körnerschicht, von denen eine ihren Neurit hinauf in das Associationsnetz der Zona molecularis *c* sendet.

Die kleinen multipolaren Ganglienzellen, welche die Körnerschicht erfüllen, scheinen ihre Axenzylinder alle in die Molecularschicht hinauf zu senden, doch gibt es gerade in dieser Schicht und auch dicht über den Purkinjeschen Zellen noch einige andere Zelltypen, die zwar von Vögeln und Fischen schon bekannt, am besten aber bei den Säugern studiert sind. Für sie muß ich auf die Darstellung im ersten Bande verweisen.

Meist ist der erwähnte Schichtentyp überall ziemlich gleich ausgebildet an dem Kleinhirn vorhanden. Doch finden sich immer Stellen, wo die eine oder die andere Schicht fehlt. So sind z. B. bei Scyllium, wie Ihnen die Abbildungen zeigen, die Kleinhirnlippe und der größte Teil der Rautenohren fast nur von der Körnerschicht gebildet, die überhaupt bei den Selachiern eine ganz besondere Ausbildung erfährt. Man hat den Eindruck, als quölle sie am caudalen und lateralen Kleinhirnende förmlich unter den anderen Schichten hervor. Fig. 69.

Das Kleinhirn empfängt, wie wir nachher sehen werden, Fasern und sendet welche aus. Es enthält aber auch eine ungeheure Anzahl von Associationsbahnen. Teils sind diese durch einzelne Fasern von associierenden Zellen gegeben, wie sie in Fig. 104 die Mittellinie überquerend dargestellt sind, teils handelt es sich um mächtige markhaltige und marklose Faserbündel. Sicher sind die beiden Seiten, sehr wahrscheinlich aber auch die einzelnen Teile jeder Seite durch solche Bahnen in sich verbunden.



Fig. 104.
Medialer Teil eines Horizontalschnittes durch das Kleinhirn von Leuciscus rutilus. Faserbündel überqueren die Mittellinie, ebenso die Fortsätze kleiner bipolarer Zellen.

Die mächtigste Associationsbahn existiert bei den Knochenfischen und Ganoiden, wo ein starker Zug markhaltiger Fasern die caudalen Abschnitte mit den frontalen verbindet. Fig. 107. Außerdem aber existieren immer noch zahlreiche, mehr oder weniger kurze Associationsbahnen, welche teils ventral von den Purkinjeschen Zellen in der Körnerschicht, teils dorsal von ihnen in der Molecularschicht verlaufen. Welche reichen Verbindungen noch durch die nicht markhaltigen Zellfortsätze möglich sind, das wollen Sie bei der Beschreibung des besser studierten Säugergehirnes nachsehen.

Ist nun die Kleinhirnlamelle im wesentlichen überall gleich gebaut

und nur durch ihre Faltungen bei verschiedenen Arten verschieden, so kann man das nicht für die anderen Kerne sagen, welche das Kleinhirn in sich schließt. Da uns über ihre Faserverbindungen sehr wenig bekannt ist, wird auch einstweilen ihre Homologisierung für die verschiedenen Arten kaum möglich.

Wohl ganz durchgängig, wenigstens bei Teleostiern, Selachiern, Ganoiden, Amphibien, Reptilien und Vögeln, bereits nachgewiesen sind die in der Seitenwand liegenden Nuclei laterales. Fig. 105. Aus ihnen stammt zumeist ein in der Haube kreuzendes und darin endendes Bündel, der Tractus cerebello-tegmentalis, vorderer Bindearm der Säuger. Dieser bei den niederen Vertebraten immer kleine Kern

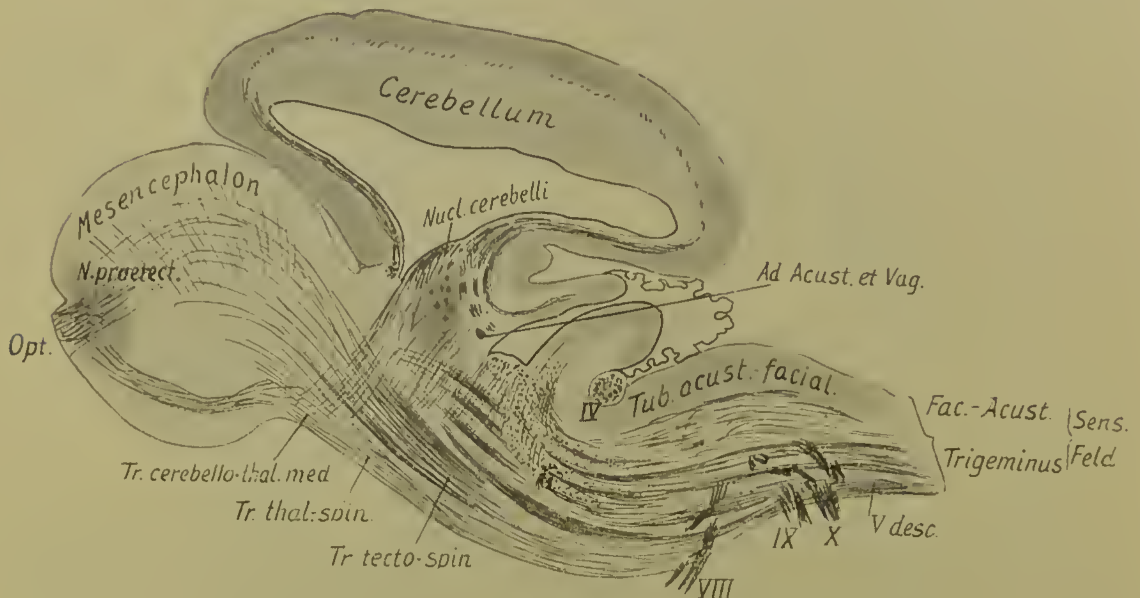


Fig. 105.

Sagittalschnitt weit lateral durch das Gehirn von Scyllium canicula. Zeigt den Nucleus lateralis cerebelli und die aus ihm zur frontalen Haube gehende Bahn. Man beachte außerdem die Fortsetzung der Kleinhirnformation über das Tuberculum acust.-laterale (nicht facial.), die Crista cerebellaris.

entwickelt sich erst bei den Vögeln zu einem wohl abgegrenzten Körper, den man wohl dem Corpus dentatum der Säuger homologisieren darf. Erst bei den Vögeln finden wir auch mediale, gut abgegrenzte rundliche Kerne, Fig. 106, die Nuclei mediales cerebelli, aus denen, wenn die Untersuchungen von Brandis, die einzigen ausführlicheren über dieses Gebiet, bestätigt werden, ebenfalls gekreuzte uud ungekreuzte Fasern zum Bindearm gelangen. Gerade das bereits recht komplizierte Vogelkleinhirn bedarf weiterer auf künstliche Degenerationen gestützter Bearbeitung sehr. Seine Kerne sind durch reichliche ein- und durchtretende Faserzüge so zerspalten, daß man ebenso gut 4 wie 2 jederseits zählen könnte.

Auch an dem relativ großen Kleinhirn von Chelone midas gibt es außer der lateralen Zellansammlung eine deutliche mediale, ja es

entspringt deutlich gerade aus ihr ein bis in die Oblongata verfolgbares Bündel.

Selbst in den mächtigen Kleinhirnen der Teleostier vermißt man bisher den medialen Kern, wenigstens einen von der Körnerschicht abgeschiedenen. Hier aber werden, je nach den Arten sehr an Ausbildung wechselnd noch zwei bisher anderwärts nicht nachgewiesene Kerne gefunden. Zunächst liegt — bei Teleostiern (und Ganoiden?) —

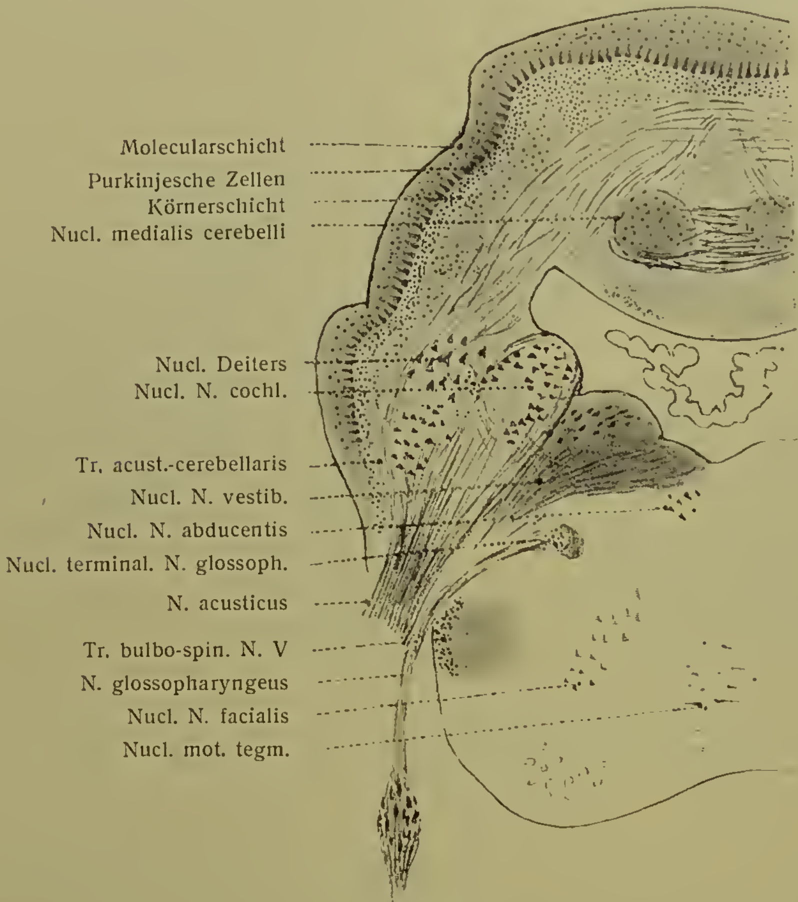


Fig. 106.

Kleinhirn. Kerne und Verbindungen von einem jungen Sperling, bei dem die Markscheidenentwicklung noch nicht vollendet ist.

etwa da, wo der Hauptkörper des Cerebellums an die Valvula grenzt, jederseits ein mächtiger, fast runder Kern, der Rindenknoten Fig. 107. Er ist allseitig von aus dem Kleinhirn aus- und da eintretenden Fasermassen umgeben und grenzt nahe an die frontalsten Zellen des motorischen Quintuskernes mit der ventralen, an das Ganglion isthmi mit der caudalen Seite. Doch ist das letztere gerade bei Teleostiern schlecht ausgebildet. Zweifellos ist dieser mächtige Kern ein wichtiges Associationscentrum. Er nimmt nämlich von caudalwärts her ein mächtiges Faserbündel auf, das aus den Kernen des Vagus und Facialis, wohl auch des Glossopharyngeus stammt, und

entsendet frontalwärts einen kräftigen Zug in die Lobi inferiores des Hypothalamus. Der Zug aus den sensiblen Kernen kreuzt zum Teile in einer mächtigen ganz caudal im Kleinhirne gelegenen Commissur zu dem andersseitigen Kerne. Fig. 70 ist die Kreuzung zu sehen. Wahrscheinlich liegen bei ihr noch echte Commissurenfasern.

Der ganze Kern ist dicht übersponnen von den Zügen der Trigeminusfasern zum Kleinhirne, ja an einem Präparate — Goldkarpfen — mit Färbung aller Axenzylinder kann ich aus dem Kerne selbst einen Zug in das Wurzelareal des Trigeminus verfolgen.

Ein ebenso gelegenes und wie es scheint mit ähnlichen Verbindungen ausgestattetes Ganglion sehe ich bei Chelone midas. Sonst bin ich ihm nie begegnet.

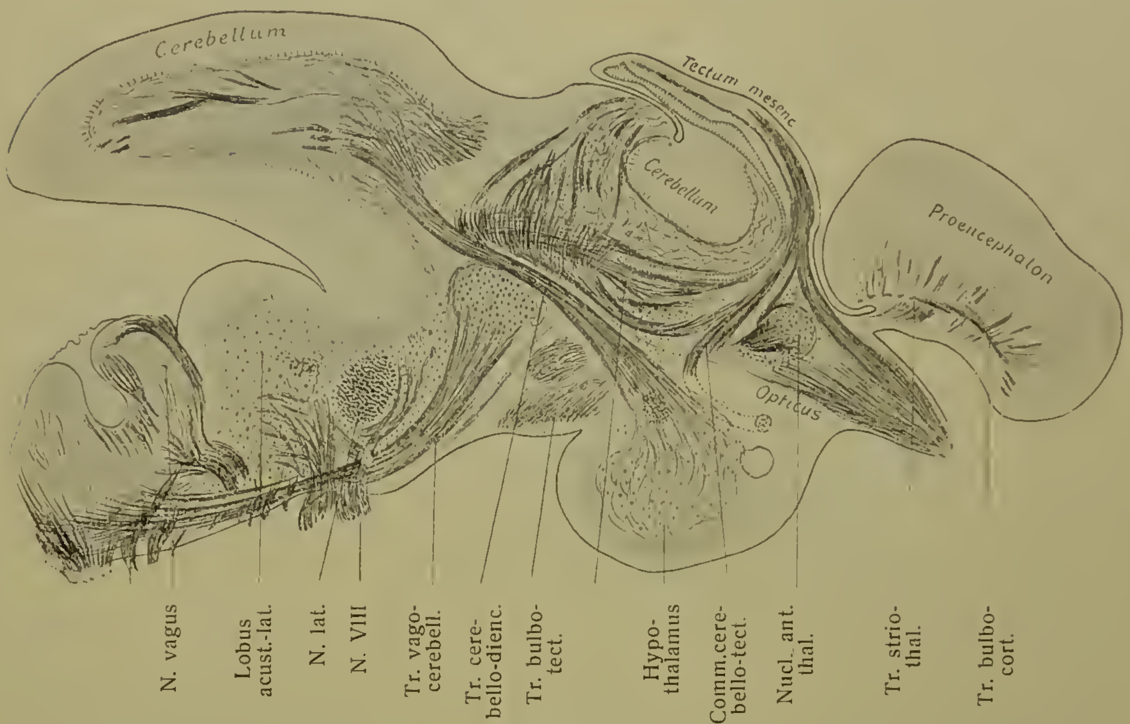


Fig. 107.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von Barbus fluv. Das Cerebellum erstreckt sich frontal unter das Mittelhirndach. Caudal von dem die Abbildung fast ganz durchquerenden Tractus cerebello-diencephalicus, der Rindenknoten, in den Fasern aus den Vagus- usw. -kernen münden.

Was mag dieser Körper bedeuten, der bei Knochenfischen so mächtig ist, daß er ventral vom Kleinhirne an der Außenseite des Hirnreliefs einen mächtigen Höcker bildet und der bei den meisten anderen Vertebraten ganz fehlt? Liegt hier ein Trigeminuskern vor, der weithin frontal gerückt und mit vielen Associationszügen ausgestattet ist, oder handelt es sich um einen eigenen Apparat, dem aus den genannten Kernen sekundäre Bahnen zustreben? Die bisher bekannten Bilder können nach beiden Seiten gedeutet werden. Der Kern entartet nicht, wenn man den Quintus bei Fischen zerstört. Die meisten Autoren fassen den Rindenknoten als Endkern einer sekundären Vagusbahn auf; es haben aber sehr sorgfältige Untersuchungen von Mayser gezeigt, daß er sicher auch Züge aus dem sensiblen Facialis und dem Glossopharyngeus erhält. C. J. Herrick glaubt, daß der Rindenknoten ein sekundäres Centrum der ungeheueren zusammengehörigen Faserzüge aus den eben genannten Nerven sei, welche aus bestimmten, den Geschmackskörpern der Säuger ähnlichen End-

apparaten in der Seitenlinie und in den Schleimhäuten stammen. Da er diesem System Geschmacksfunktion zuschreibt, bezeichnet er den Rindenknoten als sekundären Geschmackskern und nennt alle zu ihm in Beziehung tretenden Züge sekundäre und tertiäre Geschmackszüge. Siehe S. 111.

Ein zweites nur bei Knochenfischen beobachtetes Ganglion findet sich direkt ventral von der Valvula, an der Stelle, wo aus ihr Faserzüge heraus in den Dorsalabschnitt der Mittelhirnbasis eintreten. Diese Tractus sind allseitig von Ganglienzellen umgeben, die teils im Kleinhirne, teils in der Mittelhirnbasis liegen. Mayser hat die nie gut abgeschlossene Gruppe Übergangsganglion — zum Mittelhirn —



Fig. 108.

Frontalschnitt durch das Cerebellum (oben) und die Mittelhirnbasis (unten) von Barbus fluv. Die Zellen des Übergangsganglions.

genannt. Bis wir mehr über sie wissen, mag sie diesen topographisch genügenden Namen tragen.

Über die Innenverbindungen des Eigenapparates wissen wir bei niederen Vertebraten gar nichts. Man sieht nur ein ungemein faserreiches Netzwerk überall die Körnerschicht durchziehen und erkennt, daß dorsal und ventral im Cerebellum Kreuzungen, zum Teil recht mächtige liegen. Aber schon von ihnen ist es unsicher, ob sie nicht etwa den eintretenden und austretenden Zügen angehören.

3. Verbindungen des Kleinhirnes. Die im Kleinhirn entspringenden oder da endenden Fasern sammeln sich in zwei Schichten. Einmal direkt unter den Purkinjeschen Zellen, zwischen diesen und der Körnerschicht, dann aber auch zwischen der letztgenannten Schicht

und dem Ventrikelepithel. Bei den Selachiern, den Knochenfischen und den Amphibien ist nur die erstere Ansammlung beträchtlich, die letztere ist hier nur in den lateralen Abschnitten, da, wo die Markfasern des Kleinhirnes herab zu anderen Hirnteilen ziehen, nachweisbar, bei den Vögeln und den Säugern aber ist die Zahl der dicht über dem Ventrikel liegenden Fasern so groß, daß sie da eine eigene Schicht von recht beträchtlicher Dicke, das Marklager des Kleinhirnes bilden,

Unsere Abbildung von Varanus Fig. 102 zeigt das Marklager eben nur in geringer Ausdehnung und bei den Petromyzonten, sowie bei den Amphibien sind gar nur Spuren vorhanden. Anders ist es bei den Schildkröten und dann namentlich bei den Vögeln ausgebildet. Auch die Fische haben meist sehr mächtige Marklager. Hierher treten aus den sensiblen Teilen des Nervensystemes Bahnen, aus diesem Marklager entwickeln sich Züge zu motorischen Regionen und hier verlaufen alle tieferen Associationszüge.

Bei allen Vertebraten treten zu dem Kleinhirn Faserzüge aus caudalen Ebenen — hinterer Arm, solche aus bulbären Gegenden mittlerer Arm — und Fasern zu der Mittelhirnbasis und dem Thalamus — vorderer Arm oder Bindearm. Soweit unsere Kenntnis heute reicht, ist die Zusammensetzung der Kleinhirnarme im wesentlichen überall die gleiche (Banchi). Nur muß hier schon konstatiert werden, daß bei den niederen Vertebraten einige Züge vorkommen, die bei den Säugern und Vögeln noch nicht aufgefunden sind und daß bei den Säugern eine Großhirnverbindung vorhanden ist, welche bisher nur bei ihnen nachgewiesen werden konnte.

Wir kennen die Bahnen aus und zu dem Kleinhirne viel besser als den inneren Aufbau des Organes selbst. Das rührt daher, daß jene Bahnen alle auf sehr engem Raume, in den seitlichen Armen, an das Cerebellum herantreten und dann zum Teil unter Überkreuzung an dessen Seitenwänden dicht unter der Rinde in die Höhe ziehen, daß zu ihnen sich Faserbahnen gesellen, die aus der Körnerschicht sich in kleinen Spuren sammeln und erst dicht werden, wo das Gewirr der der eintretenden Arme sie genauer Verfolgung entzieht. Dazu kommt noch ein besonders schwieriges Verhältnis. Sie wissen aus der vorigen Vorlesung, daß die Endkerne des Octavus und der Seitenliniennerven lateral an der Oblongata, aber bedeckt von Kleinhirnformation bei den Fischen liegen. Wenn nun bei den landlebigen Tieren ein großer Teil dieser Endkerne schwindet, dann rücken die bleibenden in die Kleinhirnmasse selbst hinein, so daß dann mindestens ein Teil des Vestibularis in einem Kerne im Inneren des Organes selbst endet. Diesen Kernursprung von den eintretenden Wurzelfasern zur Cerebellarformation selbst zu sondern, ist nicht immer möglich: In diesem Fasergewirre läßt die Untersuchung unveränderter anatomischer Präparate um so mehr im Stich, je besser sie etwa gefärbt sind. Versuche über Klarstellung durch Degeneration hätten zunächst bei den Fischen ein-

zusetzen, weil hier eine besonders mächtige Entwickelung des Gesamtorganes vorliegt, vielleicht auch bei den Vögeln. Versuche an Haien — Ausreißen der einzelnen Nerven, Verletzungen, des Kleinhirnes — haben ergeben, daß sich die eintretenden Wurzelbestandteile sehr wohl degenerativ darstellen lassen. Man vergleiche Fig. 111 und Fig. 112.

Die Faserung zum Eigenapparate und die da entspringende ist bisher schon in zahlreichen Teilstücken bekannt. Man kann wohl für die Hauptverbindungen heute das Schema der Fig. 109 als richtig annehmen. Es sagt folgendes aus:

Das Kleinhirn nimmt aus den sensiblen Abschnitten des Rückenmarkes und aus allen oder den meisten sensiblen Hirnnervenkernen Faserzüge auf und sendet Fasern aus, welche im Tegmentum der Haube überall enden.

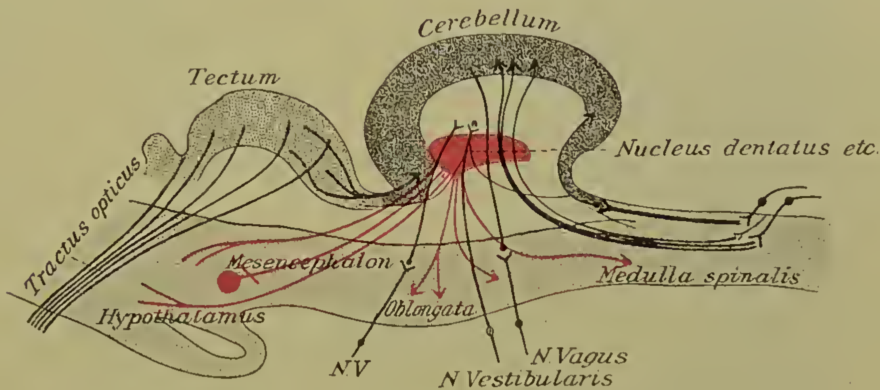


Fig. 109.

Die wichtigsten Verbindungen des Kleinhirnes.
Schema, receptorische Bahnen schwarz, effectorische rot.

Dies Tegmentum ist wahrscheinlich — dafür sprechen die zahlreichen Zellen vom motorischen Type, die überall eingelagert sind — ein dem motorischen Apparat zuzurechnendes Gebilde. Man versteht bei den Säugern darunter die ganze graue Substanz, welche dorsal von den aus dem Großhirn stammenden Fußbahnen liegt, dieselbe, welche alle Hirnnervenkerne und viele Eigenapparate, dazu zahllose Durchgangsbahnen enthält; für die niederen Vertebraten kommt eigentlich der ganze centrale Abschnitt des Hinter-, Mittel- und Zwischenhirnes als Tegmentum in Betracht.

a. Die zuleitenden Faserzüge. (Schwarz in Fig. 109.)

Es scheint, daß die sensible Zuleitung die mächtigere ist.

Jedenfalls ist an den Cerebellarformen, welche nur aus einem dünnen Plättchen bestehen, also an den primitivsten, fast die ganze Fasermasse von den eintretenden Fasern aus Hirnnerven und Rückenmark gebildet. Ich demonstriere deshalb hier aus einer sorgfältig kontrollierten Sagittalschnittserie das Cerebellum von Petromyzon fluviatile. Die schräg geschnittenen und die kreuzenden Fasern entstammen alle dem 5., 7. und 8. Hirnnerven sowie der in ihrem Eintritt eben noch sichtbaren Spinalbahn. Die Kreuzung ganz frontal

gehört dem Trochlearis an. Diese dünne Cerebellarlamelle sendet einige Fäserchen in den Hypothalamus und wenige unsichere in die Oblongata. Vielleicht auch einige in das Mittelhirndach.

Die afferenten Bahnen stammen einmal aus den Hirnnerven und dann aus den Spinalnerven. Sie scheinen nach dem Eintritt in das Kleinhirn alle zu kreuzen. Das ist schon bei Petromyzon zu sehen, besser noch auf wohl getroffenen Schnitten durch das Gehirn des Frosches, weil sie hier besser entwickelt sind (Fig. 88). Sie verlieren sich dann in der Körnerschicht aufsplitternd erst dicht unter der Molekularschicht. Die Kreuzungen liegen meist ganz dorsal, doch

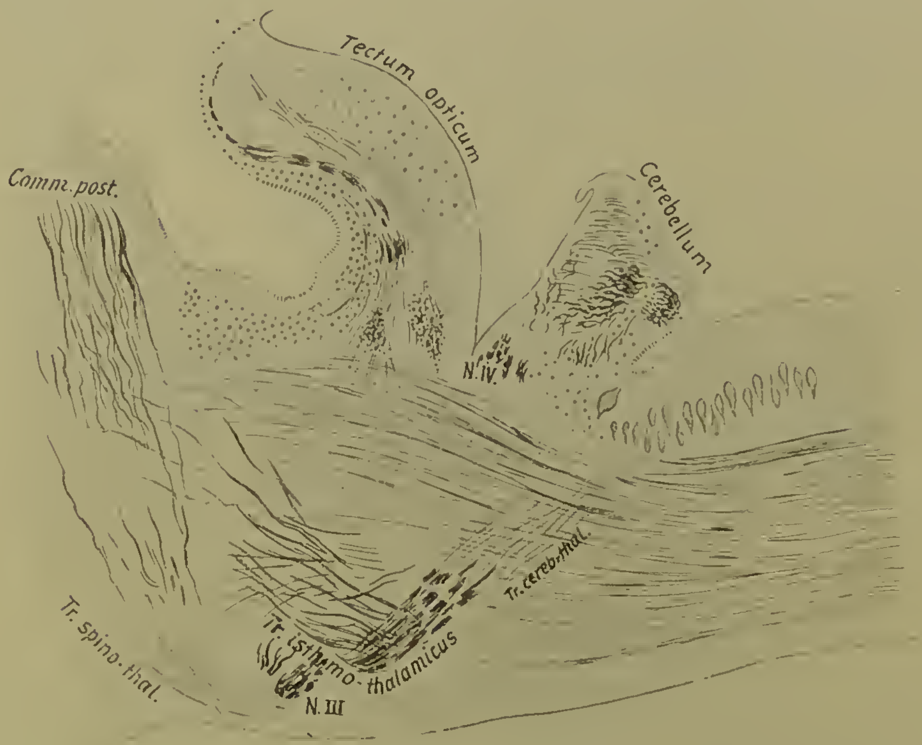


Fig. 110.
Sagittalschnitt durch ein Petromyzongehirn. Färbung der Axenzylinder nach Bielschowsky.

kommt es gelegentlich, so bei den Selachiern und Lepidostus, zu einer ganz caudalen Lage der aus dem Vestibularisgebiete stammenden Kreuzungen.

Der Trigeminus, der Octavus und Lateralis, wahrscheinlich auch der sensible Facialis und Vagus senden Züge direkt in das Kleinhirn. Ausserdem scheint die Crista cerebellaris ihre Fasern irgendwie dem Apparate des Octavo-Lateralis beizumengen.

Noch ist es nicht ganz sicher zu entscheiden, ob die Anteile aus den sensiblen Nerven nur deren Endkernen entstammen, oder ob es noch eine zweite Bahn gibt, die direkt zwischen Wurzel und Kleinhirn einherzieht. Wahrscheinlich ist, daß beide Verhältnisse verwirklicht sind, mindestens im Bereiche des Trigeminus und des Vestibularis.

Die direkte sensorische Kleinhirnbahn, Tractus radiculo-cerebellaris ließ sich für Selachier dadurch nachweisen, daß nach Durchschneidung der peripheren Wurzeln des Trigeminus und des Acusticus so starke Züge in dem Kleinhirn entarteten, daß man den Eindruck bekam als bestehe der ganze Kleinhirnarm nur aus solchen Wurzelfasern. Man vergleiche Fig. 111 und Fig. 112. Auch bei Vögeln ist die Bahn für den Octavus mindestens degenerativ nachweisbar.



Fig. 111.
Entartung im Cerebellum durch Unterbrechung d. Vagus-Lateralisäste. Scyllium.

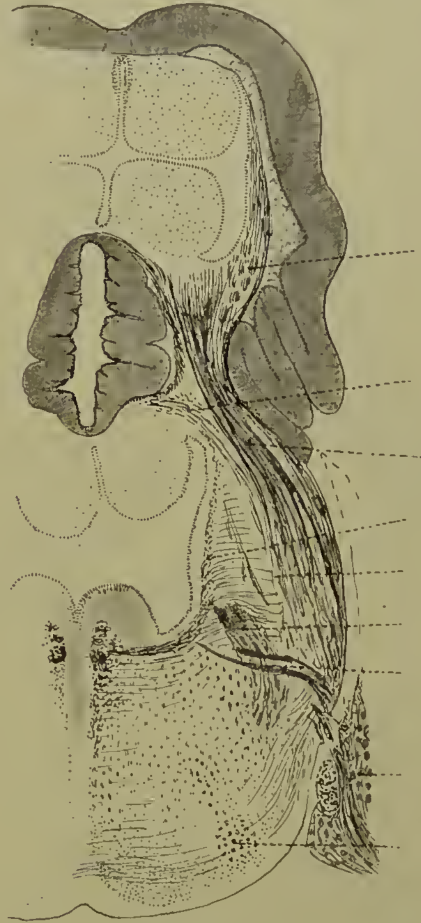


Fig. 112.
Die gleiche Schnitthöhe bei einem normalen Scyllium.

Der Eintritt der direkten sensorischen Bahn in das Cerebellum.

Die zweite sensible Bahn, den Tractus nucleo-cerebellaris erhält das Kleinhirn überall aus dem Rückenmarke und wahrscheinlich überall aus den Kernen des Vagus, Facialis und Trigeminus. Degenerationsversuche an Säugern und Vögeln haben nachgewiesen, daß sie aus den Clarkesche Säule genannten Endkernen einer Anzahl von sensiblen Wurzelfassern und aus den Hinterstrangkernen, wo ebenfalls səuqısəɪ Wurzelfasern enden, stammt. Der Rückenmarksanteil dieser Bahn, der Tractus spino-cerebellaris ist bereits früher geschildert. Er tritt immer caudal ein und ist durch die ganze Vertebratenreihe

hindurch in einen ventralen und einen dorsalen Ast geteilt. Der ventrale mündet auch jedesmal weiter frontal in das Kleinhirn. Er zieht bis zur Valvula vor, überdeckt ihren lateralen Abschnitt und wendet sich nahe der Mittellinie caudal (Fig. 88, Fig. 113 etc.). Beide Rückenmarksanteile des Tractus spino-cerebellaris kreuzen im Kleinhirne selbst und enden in dorsalen Rindenabschnitten.

Der Tractus nucleo-cerebellaris aus den Hinterstrangkernen ist für Knochenfische, Selachier, Reptilien und Vögel nachzuweisen. Er ist früher schon für die Säuger geschildert. Seine Fasern treten teils direkt in das nahe Kleinhirn, teils — und das ist der häufigere Fall — treten sie als Fibrae arcuatae externae außen um die Oblongata direkt und gekreuzt zu dem aus dem Rückenmarke kommenden Faserzuge.



Fig. 113.

Sagittalschnitt, weit seitlich von der Medianlinie von einem Huhne 8 Tage nach dem Verlassen des Eies, wo nur ein Teil der Hirnfasern markhaltig ist. Zur Demonstration des Ursprungs und Verlaufes des vorderen und des spinalen Kleinhirnarmes.

Die gesamte Bahn erhält dann noch in der Oblongata einen Zuwachs aus den Seitenstrangkernen.

Die Anteile aus dem Rückenmarke liegen dabei lateral von den aus den Hirnnervenkernen stammenden. Bei Säugern und Vögeln sind die letzteren gar nicht mehr in den Armen, sondern entsprechend den in das Kleinhirn selbst gerückten Kernen bereits innerhalb der Kleinhirnfaserung enthalten.

Der hintere Kleinhirnschenkel ist der Hauptzuleiter der radiculären und nucleären Cerebellarbahn.

Schließlich wächst dem Kleinhirn auch ein Faserzug aus den Endstätten des Opticus zu, aus dem Tectum mesencephali. Es ist aber noch nicht sicher ob dieser Tractus tecto-cerebellaris dem afferenten System angehört, weil die Degenerationsbilder an dem sehr kurzen Bündel über die Richtung nichts aussagen können. Der Faserzug verläßt nahe der Mittellinie das Kleinhirn, überquert das Velum genannte Verbindungsstück mit dem Mittelhirndache und senkt sich in dasselbe ein. So ist es wenigstens bei Selachiern, Amphibien und Reptilien. Bei den Teleostiern aber erreicht dieses System, weil es aus der nur dort existierenden Valvula zahlreiche Fasern aufnimmt, eine ganz besonders mächtige Entwickelung.

Bei den Selachiern und Knochenfischen bestehen für alle diese receptorischen Fasern noch keine eigenen Kerne, das ganze Grau scheint

sie aufzunehmen, ebenso ist es bei Amphibien und Reptilien. Bei Vögeln aber und mehr noch bei Säugern gestalten sich die intracerebellaren Endapparate, besonders die des Vestibularis, zu eigenen Kernen aus, die teils im Kleinhirne, teils in der zur Oblongata lateral herabreichenden Fortsetzung desselben liegen. Fig. 106 ist das deutlich.

b. Die effectorischen Bahnen des Kleinhirnes (rot in Fig. 109).

Zerstört man bei Vögeln oder Teleostiern, auch bei Säugern das Kleinhirn, so entarten aus ihm auch absteigende Bahnen. Diese efferenten Fasern des Kleinhirnes gehören im wesentlichen einem System an, das ich hier zum erstenmale zusammfasse als Tractus cerebello-tegmentales. Durch sie vermag das Kleinhirn alle nervösen Apparate zu erreichen, welche im Grau der Oblongata, des Mesencephalon und im caudaleren Thalamusabschnitte liegen. Die einzelnen Teile werden bei den betreffenden Hirnabschnitten zu beschreiben sein, hier soll zunächst einmal eine Übersicht über dies gesamte System gegeben werden.

Wir betrachten zunächst den bulbären Teil des Tractus cerebello-tegmentalis. Da, wo der hintere Schenkel sich hinauf zu seinen Endstätten begibt, liegen ihm medial relativ starke Fasern an (Vögel, Reptilien, Teleostier, Selachier), welche aus den medialen Teilen des Kleinhirnes zu kommen scheinen. Sie ziehen bis in das Niveau des Rautengrubenbodens und teils dicht unter ihm, teils etwas ventraler auf die andere Seite. Viele gelangen im eleganten Bogen bis ganz an die ventrale Seite der Oblongata, dann erst in die Raphe zur Kreuzung. Wahrscheinlich treten alle Fasern zu den großen Zellen des Nucleus motorius tegmenti in Beziehung. Denn in dessen Bereich gehen sie verloren. Auf diesem Wege könnte das Kleinhirn sehr wohl tonischen Einfluß auf die Körpermuskeln ausüben.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß der hier geschilderte Apparat im wesentlichen nicht aus der Rinde, sondern aus den Kleinhirnkernen entspringt. Er fehlt bei Petromyzon, wo der vestibulo-spinale Apparat so mächtig ist, ist aber bis hinauf zu den Säugern zu verfolgen. Horsley hat gezeigt, daß bei diesen Reizung der Kleinhirnrinde keine Bewegung, solche der Kerne aber einen tonischen Krampf zur Folge hat. Zerstörungen des Kleinhirnes bei Vögeln führen nur dann zu absteigenden Degenerationen in die Oblongatahaube, wenn sie die Kerne treffen.

Der Tractus cerebello-tegmentalis Oblongatae liegt im wesentlichen im caudaleren Schenkel, erst wenn bei Säugern sich unter der Oblongata die Brückenganglien ausbilden und massenhafte Fasern, die Brückenarme, in das Kleinhirn hinaufsenden, gerät er medial von diesen als mittlere Arme bezeichneten Fasermassen.

Bei den Säugern enthält der hintere Schenkel noch den sehr mächtigen Faserzug zur Olive der Oblongata, dessen S. 115 gedacht ist.

Der mesencephale und thalamische Anteil der Tractus cerebello-tegmentales tritt am frontalen Kleinhirnrande aus. Er

wurde deshalb bisher als vordere Arme oder als Bindearme bezeichnet. Fig. 113. Seine Züge sind bei verschiedenen Klassen verschieden stark entwickelt, fehlen auch wohl da und dort in einzelnen Bestandteilen ganz. Konstant sind nur je ein kreuzender Zug zu einem Kerne der frontalen Mittelhirnhaube und ein ungekreuzter in den Thalamus. Dazu kommt bei den Teleostiern noch eine Verbindung mit dem Mittelhirndache.

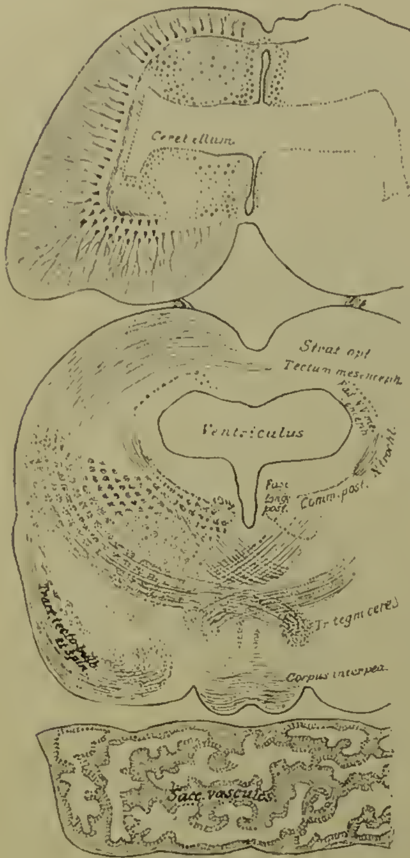


Fig. 114.

Frontalschnitt durch das Mittelhirn eines Haies, Scyllium canicula. 30 cm Körperlänge. Zeigt die Kreuzung der Tractus cerebello-tegmentales mesenc.

Am constantesten ist der kreuzende Zug zur Mittelhirnhaube. Er entfließt sogar den dünnen Plättchen bei Petromyzon, den Amphibien und den Reptilien, ist also jedenfalls ein Grundbündel des Gesamtapparates. Frontalwärts ziehend kreuzt er nahe der Basis dicht vor den Wurzeln des Nervus oculomotorius. Die Lage der Kreuzung ist so konstant, daß sie ein gutes Orientierungsmittel bei hirnanatomischen Untersuchungen bildet. Dieser Faserzug endet regelmäßig in einem rundlichem Kerne der Mittelhirnbasis, dem Nucleus ruber tegmenti. Bei den Selachiern, bei Chelone und dann besonders bei den Vögeln, noch mehr bei den Säugern ist das Bündel ziemlich mächtig. Man kann bei den beiden letzten Klassen auch seinen Ursprung aus einem Cerebellalkerne, dem Corpus dentatum und sein Ende in dem wohl ausgeprägten Haubenkerne gut verfolgen. Bei Petromyzon enden die Fasern nach der sehr gut sichtbaren Kreuzung weit auseinander gehend in dem Grau, welches den caudalen Hirnventrikelteil umgibt. Fig. 110. Bei den Knochenfischen liegt ihre Endigung so nahe derjenigen des ungekreuzten Zuges, daß es fraglich ist, ob innerhalb der Masse da liegender Ganglienzellen gerade ein circumskripter Kern die kreuzenden Fasern des Tractus cerebello-tegmentalis aufnimmt.

Die Verbindung des Kleinhirnes mit dem Hypothalamus ist wahrscheinlich zumeist eine ungekreuzte. Sie besteht bei den Amphibien und Reptilien nur aus wenig Fäserchen, erreicht auch bei den Vögeln keine besondere Mächtigkeit und entwickelt sich nur bei den Teleostiern, in geringerem Maße bei den Ganoiden und Selachiern zu einem besonders starken Fasersysteme. Bei den Teleostiern setzt es sich aus

zwei mächtigen Bündeln zusammen. Das eine entspringt im Körper des Kleinhirnes, das andere frontaler im Körper der Valvula und beide ziehen frontalwärts zu den mächtigen Kernen des Hypothalamus, welche bei den Teleostiern besonders ausgebildet sind. Fig. 107 ist das caudalere der beiden Bündel auf seinem ganzem Verlaufe vom Schnitte getroffen. Der Fig. 116 abgebildete schematische Sagittalschnitt von der Barbe zeigt das typische Verhalten. Die Selachier haben da, wo der Tractus cerebello-diencephalicus endet, — er ist immer nur dünn — einige zerstreute Zellen, bei den Vögeln, Säugern ist die Endstätte des „ungekreuzten Bindearmes" noch nicht gefunden, sie liegt irgendwo zwischen den mächtigen Ganglien des Thalamus. Gerade diese beiden Klassen haben übrigens auch kreuzende Fasern zum Hypothalamus.

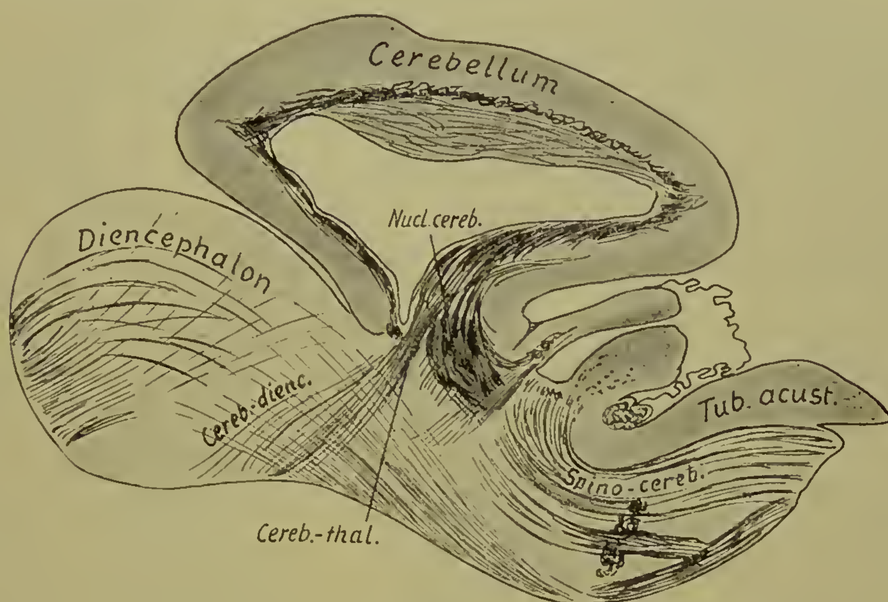


Fig. 115.

Der Tractus cerebello-diencephalicus. Sagittalschnitt durch das Gehirn von Scyllium canicula.

Bisher nur für die Teleostier bekannt ist eine merkwürdige Verbindung des Kleinhirnes mit dem Mittelhirndache, der Tractus cerebello-tectalis. Die Fasern sammeln sich aus allen Teilen des Cerebellums dicht an dessen Basis zu einem Zuge, der ein wenig lateral von der Mittellinie sich in den Basalabschnitt des Mittelhirnes einsenkt um nun im gestrecktem Zuge frontalwärts bis in das Mittelhirndache zu verlaufen. Dort senkt er sich ein, die Art der Endigung ist ganz unsicher, die Fasern gehen mitten unter den Dachfasern verloren. Gerade da, wo sie in das Frontalende des Daches eintreten, geht von ihrem geschlossenen Zuge ein anderer ab, der sich sofort ganz zur Hirnbasis hinabsenkt, die Gegend des Chiasma überquert und dann zur anderen Seite emporsteigt, so eine hufeisenförmige Commissur bildend.

Wir wollen den von Fritsch im Commissurenabschnitt zuerst gesehenen und deshalb gewöhnlich Fritschsche Commissur genannten

Fig. 116.
Schema eines Sagittalschnittes durch ein Teleostierkleinhirn, in welchem die zum Thalamus und zum Mittelhirn gehenden Bahnen eingezeichnet sind. Nach Goldstein.

Zug als Commissura cerebello-tectalis bezeichnen. Er entsteht wahrscheinlich durch T. Teilung des Tractus cerebello-tectalis, denn dieser wird nach Abgang der mächtigen Commissur nicht dünner.

Fig. 117.
Sagittaler Schnitt, etwas seitlich von der Mittellinie, durch das Cerebellum eines kleinen Rochens, Rajaart. Ursprung des Tr. cerebello-tegmentalis diencephali. (Statt thal.-dienc. lies cerebello-dienc.; st. trig. lies lateralis).

Das Verbindungsstück des Kleinhirnes mit dem Mittelhirndache, das Velum anticum, zeigt die allermannigfaltigsten Größenverhältnisse. Bei den meisten Vertebraten ganz kurz, wird es bei den Teleostiern durch die Entwicklung der Valvula cerebelli, wie Fig. 107 zeigt, weit ausgezogen. Im Velum liegen regelmäßig einige wenige Kreuzungen. Am weitesten frontal liegt — außer bei Myxine — die Kreuzung der aus der Mittelhirnbasis stammenden Nervi trochleares. Hinter ihr liegt ein Kreuzungssystem, zumeist aus feinen Fasern bestehend, das ich Decussatio veli nennen möchte. Bei Reptilien und Selachiern ist es besonders mächtig ent-

wickelt, bei den meisten anderen Vertebraten wegen der nahen Beziehungen der Kleinhirnkreuzungen zu denen der Valvula nicht zu

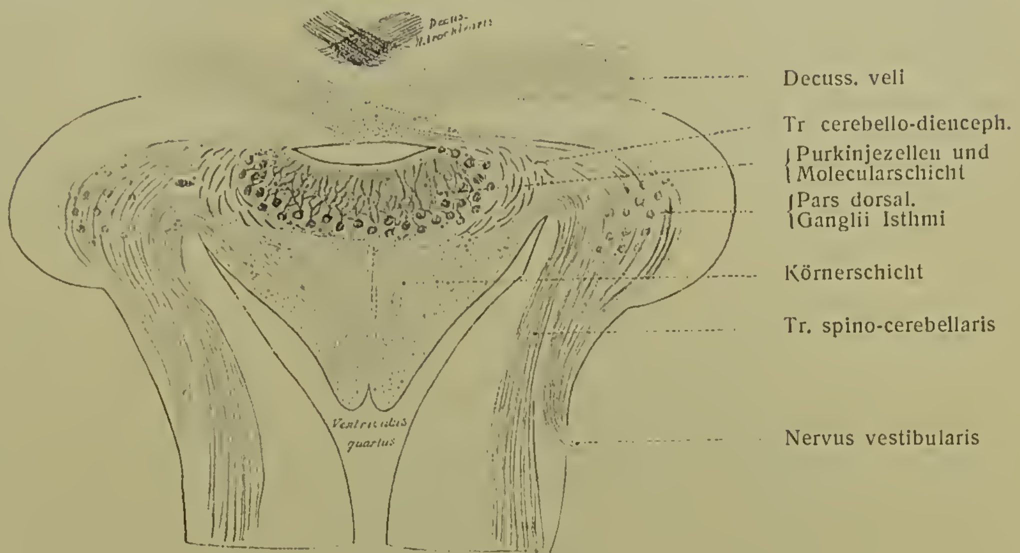


Fig. 118.
Horizontalschnitt durch Velum und Cerebellum einer Eidechse, Lacerta muralis.

studieren. Hier kreuzen mindestens zwei Faserzüge: Bahnen aus dem Rückenmarke — die Tractus spino-cerebellares ventrales und eine noch unsichere Bahn aus dem Mittelhirne, um beide in das Kleinhirn hineinzuziehen.

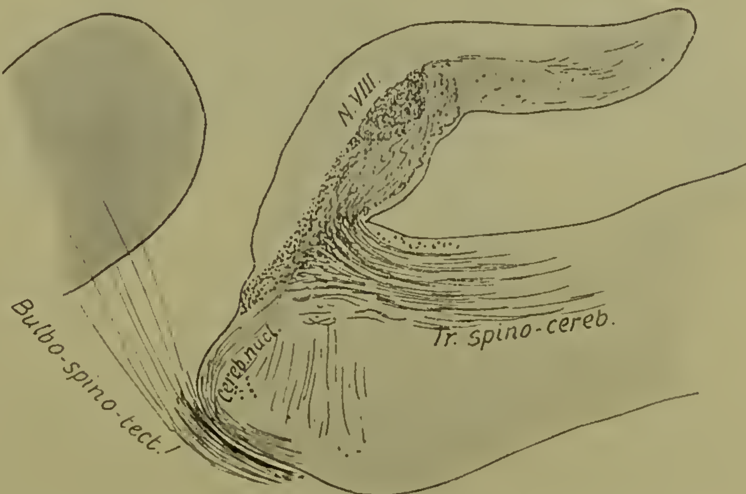


Fig. 119.
Sagittalschnitt durch das Kleinhirn von Chelone midas, ganz lateral.

Zahlreiche früher in den Vorlesungen über die Oblongata demonstrierte Schnitte illustrieren auch das Kleinhirn. In Fig. 119 lege ich noch einen Sagittalschnitt durch das Kleinhirn der Riesenschildkröte vor, weil man da sehr gut das Eintreten der spinalen Fasern am unteren Rande und die Kreuzungen sieht, in die hier die Hirnnerven, besonders der VIII., abgebogen sind.

Es ist nicht ganz leicht nun eine Übersicht über die Kleinhirnfaserung zu gewinnen. Wir haben gesehen, wie in die überall relativ gleichmäßig gebaute Platte Fasern eintreten, die den Endpunkten sensibler Nerven im Rückenmarke und im Gehirn entstammen, daß wohl auch direkte Wurzelfasern dahin gelangen. Diese Zuzüge kreuzen zumeist auf die andere Seite. Dann haben Sie erfahren, daß aus den Kernen im Inneren des Kleinhirnes Fasern hinab in die Haube ziehen, wo sie sehr wahrscheinlich zu motorischen Zellen größten Kalibers in Beziehung treten. Dieser Apparat kehrt im Prinzip, bald größer, bald kleiner entwickelt, überall wieder. Erst von den Säugern ab kompliziert er sich weiter. Hier gelangen nämlich aus den Hemisphären mächtige Faserzüge zu Ganglien, die sich ventral von der Oblongata an deren Vorderseite anlegen. Aus diesen Kernen, den Nuclei pontis, entspringen dann neue bisher nicht vorhandene Fasern, die Brachia pontis. Sie gelangen in die lateralen Kleinhirnabschnitte und diese hypertrophieren jetzt so, daß sie neben dem uralten Mittelstück laterale „Kleinhirnhemisphären“ bilden. Damit hat dann das Großhirn eine Einwirkungsmöglichkeit auf den Grundmechanismus des Cerebellums gewonnen.

Der Verlust des Cerebellums hat bei den niederen Vertebraten, soweit wir bisher wissen, keine das Leben wesentlich störende Bedeutung. Es scheint, daß ein Teil der von ihm ausgeübten Funktionen entbehrt, ein anderer von anderen Hirnteilen irgendwie ersetzt werden kann.

Was sich aus den anatomischen Verhältnissen auf das funktionelle Verhalten erschließen läßt, ist das Folgende:

Die minimale Ausbildung des ganzen Organes bei den kriechenden Tieren und seine Zunahme bei den großen Schwimmern weist darauf hin, daß es im wesentlichen nur Funktionen hat, die irgendwie mit der Locomotion zusammenhängen. Dann sehen wir, daß aus den Endstellen zahlreicher receptorischer Nerven im Rückenmarke und im Gehirne dem Kleinhirne Bahnen zufließen, die seiner Rinde, denn da enden die Züge, Eindrücke aus der Peripherie bringen. Aus der Rinde stammen Faserzüge zu den subcorticalen Kernen und aus diesen entspringen jene cerebello-tegmentalen Bahnen, die überall in der motorisch angeordneten Haube enden. Reizversuche der Kerne an Säugern haben ergeben, daß danach tonische Krämpfe eintreten. So wird es wahrscheinlich, daß die ihnen entstammenden Fasern den Tonus der zusammenarbeitenden Muskeln und die Zusammenarbeit selbst nach den Receptionen regulieren, die der Rinde zugeführt sind.

Auch die mächtigen Verbindungen mit dem Tonusnerven des Labyrinthes und mit dem Trigeminus lassen schon als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß das Cerebellum irgendwie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes und des Muskeltonus in einer Beziehung stehen muß. Bekanntlich weisen auch die Ergebnisse physiologischer Versuche darauf hin, daß in dem Cerebellum derartige Funktionen lokalisiert sind. Es wird Sie interessieren zu hören, daß höchst wahrscheinlich das Cerebellum einer der ältesten Hirnteile ist. Schon im Centralnervensystem von Evertebraten, Krebs (Bethe), finden sich Teile, deren Funktion die Aufrechterhaltung des Tonus zu sein scheint.

Im ganzen wissen wir aber über die Kleinhirnfunktion noch recht wenig. Nur für das Organ der Säuger fangen wir an klarer zu sehen. Das hängt mit

einem merkwürdigerweise immer übersehenen Umstande zusammen. Wir können bei niederen Tieren noch nicht beobachten. Störungen dort müssen schon ungewöhnliche sein, wenn wir sie als solche erkennen sollen. Wie viele Jahrtausende ärztlichen Beobachtens waren allein erforderlich, bis wir gelernt hatten, beim Menschen, den wir doch täglich vor Augen haben, pathologische Gangarten abzuscheiden und zu unterscheiden. Wer von uns kennt z. B. das Schwimmen der Fische so genau, daß er auch nur analoge Störungen bei solchen, wie sie nun beim Menschen von jedermann gesehen werden, zu erkennen sich getraute? Die Art physiologischer Beobachtung, welche bisher geübt wurde, ist da völlig unzureichend.

Zwölfte Vorlesung.

Das Mittelhirn. Mesencephalon.

Es gibt keinen Teil des Gehirnes, in den so mächtige Faserzüge einstrahlen — keinen, aus dem so viele Bahnen weithin durch das Nervensystem dahinziehen, und keinen, innerhalb dessen so reiche Verknüpfungen zwischen rechter und linker Seite gegeben sind, wie das Mittelhirn der niederen Vertebraten. Erst wenn das Vorderhirn bei den Säugern sich zu dem mächtigen Organe entwickelt, welches

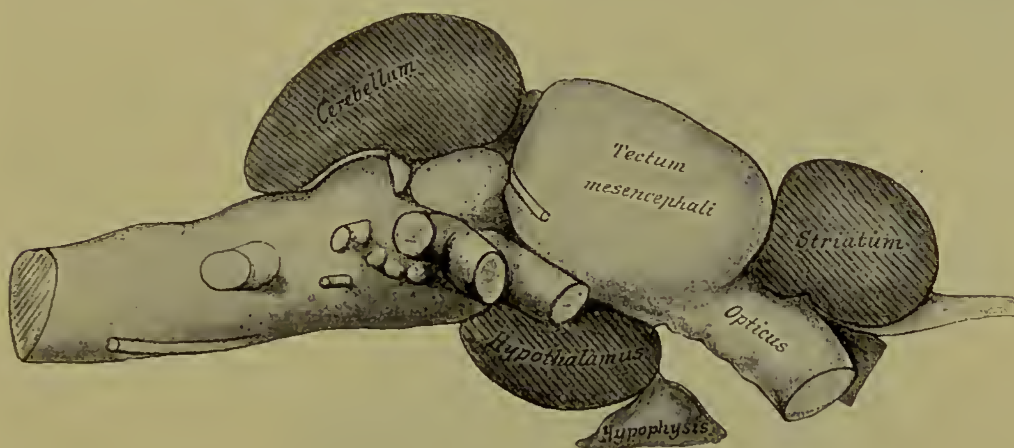


Fig. 120.
Gehirn des Schellfisches, Gadus aeglefinus. 1 : 2.

dieser Klasse allein eigen ist, tritt ein Hirnteil in Erscheinung, welcher noch ausgedehntere Verbindungen und noch gewaltige Commissurenbahnen enthält. Bis zu den Säugern aber enthält das Mittelhirn jedenfalls den mächtigsten und kompliziertesten Mechanismus, den irgend ein Hirnteil bietet.

Schon die äußere Erscheinung läßt die Bedeutung ahnen. Ich gebe hier die Abbildung des Schellfischgehirnes noch einmal wieder, die ich früher demonstriert habe. Sie erkennen sofort, daß der als Tectum mesencephali bezeichnete Abschnitt enorm groß ist, und daß nur die Oblongata, welche alle die gewaltigen Hirnnerven des Fisches aufzunehmen hat, ihn an Ausdehnung erreicht. Das Vorderhirn, ja

das bei den Knochenfischen doch immer ungewöhnlich große Kleinhirn kommen neben diesen zwei Hirnabschnitten gar nicht oder nur unbedeutend in Betracht.

Dann demonstriere ich Ihnen noch das Gehirn der sedentär lebenden Myxine, die ein minimales Vorderhirn und gar kein Kleinhirn hat. Hier besteht fast die ganze Hirnmasse aus Oblongata und Mittelhirn.

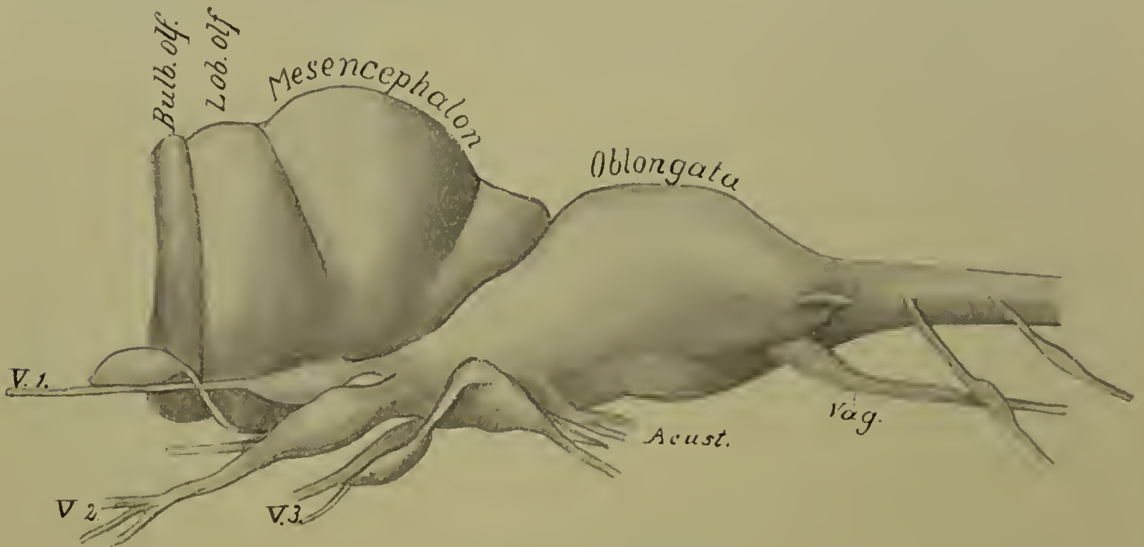


Fig. 121.
Das Gehirn von Myxine glutinosa, von der Seite gesehen. Vergr. 1 : 10.
Nach G. Retzius und eigenen Rekonstruktionen.

Das Mittelhirndach ist gewöhnlich eine Art Halbkugel, die ventral in den Sehtractus übergeht. Bei einigen Fischen mit enormen Augen — Thynnus — z. B., tritt lateral eine durch Auswachsen gebildete Grube auf, die durchaus an die Fovea Sylvii erinnert, welche auf gleiche Weise zustande kommt.

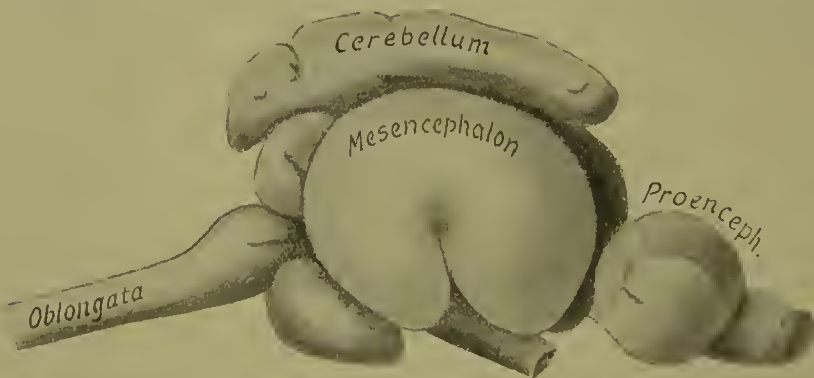


Fig. 122.
Das Gehirn das Tunfisches, Thynnus vulgaris, von der Seite. Vergr. 1:3.

Die Ausdehnung des Daches bei den Vögeln und bei den Knochenfischen hat noch dazu geführt, daß es seitlich beiderseits die Mittelhirnbasis umfaßt, über sie herabhängt. Auf Frontalschnitten sieht man deshalb die Dachformation diejenige der Basis außen umfassen. Legt man ein Vogel- oder Fischgehirn mit der Basis nach

oben, Fig. 123, 124, so sieht man beiderseits die Optici aus mächtigen weißen Höckern entspringen, die, trotzdem sie an die Basis herabreichen, ja über sie hinausragen, nichts anderes sind als das stark entwickelte Mittelhirndach.



Fig. 123.

Gehirn von Androglossa aestiva (Papagei). Das Mittelhirndach an die Basis reichend.

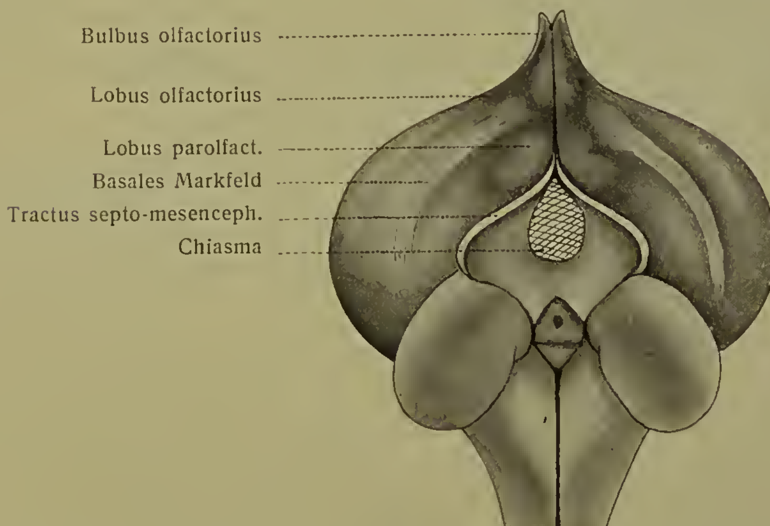


Fig. 124.

Gehirn des Raben (Corvus corax). Ventralseite. Die beiden unteren Höcker sind Mittelhirndach.

Bei Fischen und Vögeln ist der unter dem Dache liegende Ventrikel sehr weit. Erst bei den Säugern verengt er sich zu dem engen Kanale des Aquaeductus. Die Amphibien und Reptilien, auch die Selachier zeigen mittlere Verhältnisse, wie die Figuren 88, 150, 151 erkennen lassen.

Sehr von den übrigen Vertebraten abweichende Formen findet man bei Petromyzon. Hier verdünnt sich nahe der Medianlinie auf die ganze Länge des Daches das Tectum zu einer einfachen Epithelmembran, in welche massenhaft vom Schädeldache her Blutgefäße einwachsen. Dieser Plexus chorioides des Mittelhirnes ragt hoch über die eigentliche Gehirnmasse in den Schdäel hinein. Fig. 125 Plexus mesencephali.

Das Aussehen der sehr protoplasmareichen Epithelien, das Vorkommen geronnener Massen zwischen den Falten spricht dafür, daß dieser Plexus ganz

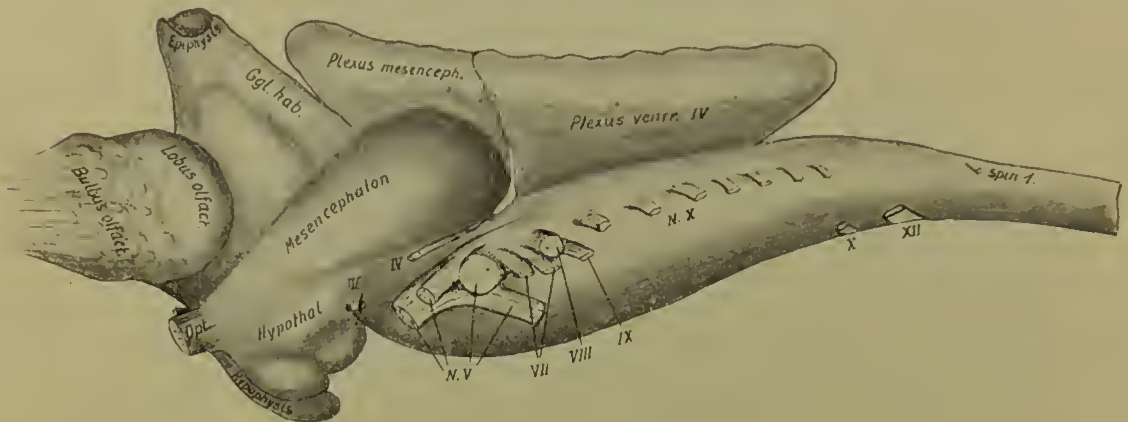


Fig. 125.
Das Gehirn von Petromyzon fluviatile von außen.

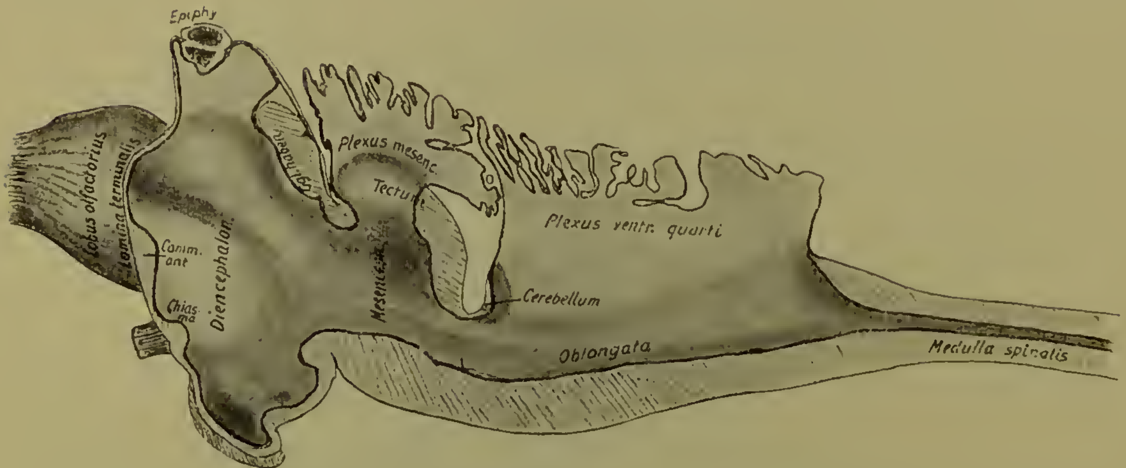


Fig. 126.
Dasselbe halbiert, von der Medialseite. Beide Zeichnungen nach einer plastischen Rekonstruktion.

wie die anderen Hirnplexus secerniert. Für eine mächtige Secretion in das Innere des Mittelhirnhohlraumes ist aber auch bei den Dipnoern und bei den Amphibien, besonders bei den Amphibienlarven gesorgt. Hier erstreckt sich ein reicher Plexus chorioides von den frontaleren Plexus des Zwischenhirnes abzweigend rückwärts bis dicht vor das Tectum (s. Fig.).

Im Ventrikel des Mittelhirnes findet man nicht selten bei den Fischen Gerinnungsproducte, die noch mit einzelnen Epithelzellen zusammenhängen. Bis in den Centralkanal des Rückenmarkes hinabreichend, sind sie auch als eigener Apparat — Reißner'scher Faden — beschrieben worden.

Während bei Säugern, Reptilien und Amphibien das Mittelhirn caudal von dem Thalamus angeordnet ist, überdeckt bei den Fischen

und den Vögeln sein mächtiger Dachapparat auch das Zwischenhirn ganz, derart, daß ein Frontalschnitt immer beide Hirnteile trifft. Übergangsformen zeigen die Selachier. Bei Chimaera, Fig. 167, trennt an der Außenseite eine flache, fast horizontal verlaufende Grube unterhalb des Tectums den thalamischen Gangliencomplex von dem mesencephalen.

Die Größe des Mittelhirndaches ist sehr abhängig von der Entwickelung der Sehnerven. Aber da, wo der Opticus fast fehlt, wie etwa bei der Myxine oder dem blinden Molche, Proteus anguineus, schwindet das Dach doch nicht ganz. Es entwickelte sich auch an Fröschen, denen Steinitz im Larvenstadium ein Auge zerstört hatte.



Fig. 127.

Lateral liegender Sagittalschnitt durch das Gehirn des Axolotl, der Amblystoma-Larve von Siredon.

Das Mittelhirndach, Tectum opticum, ist nämlich nicht nur Aufnahmestätte für die Sehnerven, sondern bei allen Vertebraten auch Aufnahmeapparat für eine mächtige Faserung aus den sensiblen Centren und Ausgangspunkt für eine eben solche aber kleinere zu den motorischen Apparaten. Außerdem birgt es von Petromyzon aufwärts immer einen sehr großen inneren Verbindungsapparat.

Der Aufbau weist das ganze Tierreich hindurch weniger Veränderungen auf, als der irgend eines anderen Hirnteiles. Nur die relative Größe wechselt, und wer nur die kleinen Vierhügel des Menschen kennt, wird erstaunt sein, wenn er die ungeheueren Lobi optici eines Fisches oder eines Vogels sieht. Auch der feinere Bau ist immer der gleiche: in den dorsalen Schichten der durch eine sagittale Furche etwas von oben her eingedrückten Halbkugel endet immer der Sehnerv, zu den ventralen tritt das Fasersystem des tiefen Markes in Beziehung, aus dem die Ihnen bereits bekannten Züge zur Oblongata und dem Rückenmarke stammen

und das die ebendaher kommenden Züge aufnimmt. An dem Sagittalschnitte durch das Gehirn einer Amphibienlarve, den die Fig. 127 wiedergibt, ist das sehr gut zu sehen, weil hier außer dem Opticus eben nur die erwähnten Systeme markhaltig sind.

Das Mittelhirndach der Teleostier zeigt an seiner ventralen Seite ganz medial beiderseits von der Mittellinie einen sagittal verlaufenden, seine ganze Länge einnehmenden kleinen Wulst, der in den Ventrikel hineinragt. Die alten Autoren haben ihn Torus longitudinalis genannt.

Aus dem Mittelhirndache ziehen beiderseits mächtige Faserungen in die Basis. Diese enthält im wesentlichen nur Leitungsbahnen, die aus dem Dache und zu demselben führen, dann Kreuzungen solcher und Querverbindungsfasern für beide Dachhälften. Außerdem wird sie durchzogen von den Zügen aus caudalen Ebenen zum Zwischen- und Vorderhirne, sowie den aus jenen mächtigen Eigenapparaten stammenden Bahnen für caudalere Centren. Am caudalen Abschnitte, die Grenze zur Oblongatabasis bildend, liegt bei sämtlichen Vertebraten das mehrgeteilte Corpus interpedunculare. Schließlich werden regelmäßig in der Mittelhirnbasis Kerne gefunden, die Züge aus dem Kleinhirn aufnehmen und solche, welche die Wurzelfasern des Oculomotorius und des Trochlearis aussenden. Im Ganzen ist der Typus des Aufbaues der Mittelhirnbasis bei den einzelnen Vertebraten nicht sehr verschieden, wenn man die größere oder geringere Entwickelung bestimmter Bahnen als den Typus nicht störend ansieht. Erst bei den Säugern gewinnt sie ein anderes Bild, weil sich hier der Haube, dem uralten Eigenapparate, die jüngeren aus der Großhirnrinde stammenden Fasern des Hirnschenkelfußes ventral anlegen.

Dem Plane dieser Vorlesungen entsprechend betrachten wir zunächst

den Eigenapparat des Mittelhirnes.

Der Eigenapparat wird im wesentlichen gebildet von dem Grau des Mittelhirndaches. So stellt er sich bei Amphibien, bei Myxine und Petromyzon dar. Bei den anderen Vertebraten aber haben sich aus diesem Grau einzelne specielle Kerne gesondert, weil bestimmte zu ihm gehende Faserzüge besonders mächtig entwickelt sind. Diese Differenzierung ist nicht eine gleichmäßig aufsteigende. Denn Knochenfische und namentlich Vögel besitzen sie in höherem Maße als Säuger.

Betrachten wir zunächst den Aufbau des tectalen Graues. Seine feinere Zusammensetzung ist erst genauer bekannt, seit es durch S. R. y Cajal, durch Fusari und besonders durch v. Gehuchten und P. R. y Cajal bei Vertretern der verschiedensten Wirbeltierklassen untersucht worden ist. Da hat sich herausgestellt, daß die verschiedenen Schichten, in welche sich bei allen Tieren die Dachplatte auflösen läßt, auf relativ einfach durchsichtige Weise zustande

kommen. Es münden immer in die äußerste Schicht mit zahllosen feinen Endpinseln die Fasern des Sehnerven und auch in einigen tieferen Schichten verbreiten sich noch solche Endpinsel. Dort treffen alle massenhaft auf Dendriten von Zellen, die in mehreren Höhen geordnet daliegen. Eine kleine Anzahl solcher Zellen scheint Fasern hinaus in die Sehnerven selbst zu senden, die Mehrzahl aber, ganz besonders eine lange Schicht sehr großer Zellen, entsendet ihre Axenzylinder in die Tiefe, ventrikelwärts, und hier bilden sie dann die

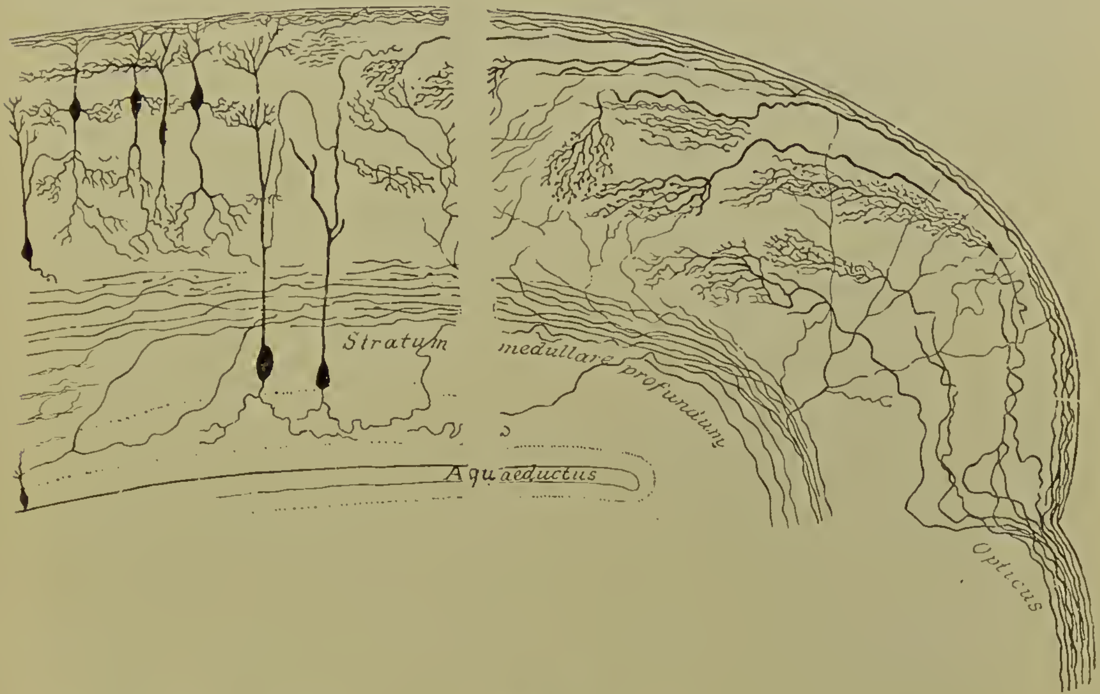


Fig. 128.

Zur Erläuterung des feinen Baues des Mittelhirndaches. Zwei Figuren von Pedro Ramon y Cajal nebeneinander gestellt, so daß ein Vergleich der Schichten möglich ist.
Sagittalschnitte. Rechts — vom Frosche. Man sieht die eintretenden und zu Pinseln in verschiedenen Schichten aufzweigenden Opticusfasern. Die Schnittrichtung entspricht der in Fig. 127 von der Amphibienlarve gegebenen. Links — aus dem Mittelhirndache der Eidechse, zur Demonstration der Zellen. Die beiden Figuren sind hier absichtlich nebeneinander gestellt und an den Randpartieen — aus didaktischen Gründen — aufeinander stimmend gemacht.

Schicht des tiefen Markes. In diese Schicht treten aber auch, ganz wie in die Opticusschicht zahlreiche Fasern ein. Sie kommen von anderen Endstätten her. Durch diesen Aufbau ist eine außerordentlich reiche Gelegenheit zur Übertragung von Lichteindrücken auf die allgemeine Gefühlsbahn gegeben.

Die Zahl der über einander geschichteten Zellen- und Faserlagen ist immer groß. Bei Vögeln (Fig. 130) unterscheidet S. Ramon y Cajal nicht weniger als 15. Aus der äußersten Schicht dringen die Opticusfasern bis hinab zur 7. sich immer mehr aufsplitternd. Dabei kommen sie in der zweiten Schicht mit Zellen in Beziehung, deren Axencylinder teils tangential verläuft, teils der Tiefe zustrebt, um dann wieder aufgezweigt nach der Oberfläche umzubiegen, also jedenfalls associierenden Zellen, während sie

bis zur 6. den weit aufgezweigten Dendriten mannigfacher Ganglienzellen begegnen, aus deren Zellkörper die Axencylinder bis in das Mark der 14. dicht über dem Aquäducte liegenden Schicht hinabziehen. Diese Zellen senden offenbar die gekreuzten und die ungekreuzten Fasern des tiefen Markes aus, des Systemes, welches das Mittelhirndach mit den caudaler liegenden Abschnitten des Centralnervensystemes verbindet. Die ganze 6. Schicht besteht aus solchen Zellen. In den tieferen Schichten liegen dann noch kleinere aber principiell gleichartige Zellen, auch solche mit reich verzweigtem Axencylinder, dessen Ausläufer mit Collateralen der durchziehenden Axencylinder lange netzartige Schichten bilden. Überall sind Associationszellen eingestreut und man erkennt nicht ohne Interesse, wie die Dendriten der verschiedenen Zellschichten sich ganz regelmäßig in bestimmten höher gelegenen aufzweigen, so einen mächtigen associativen Apparat durch das ganze Mittelhirndach erzeugend.

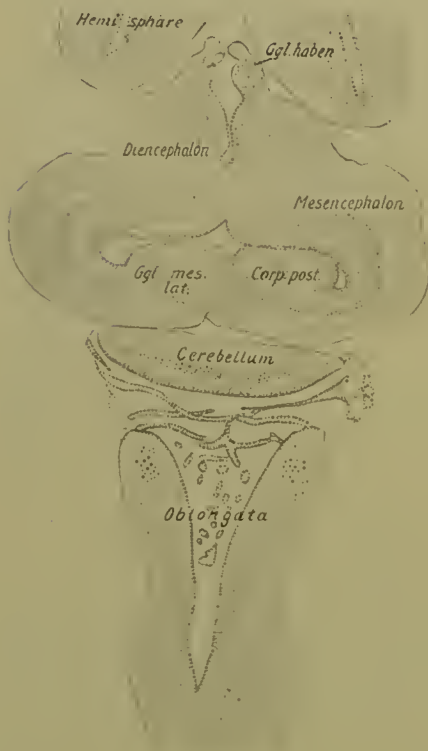


Fig. 129.

Horizontalschnitt durch das Froschgehirn. Schichtung des Mittelhirndaches.

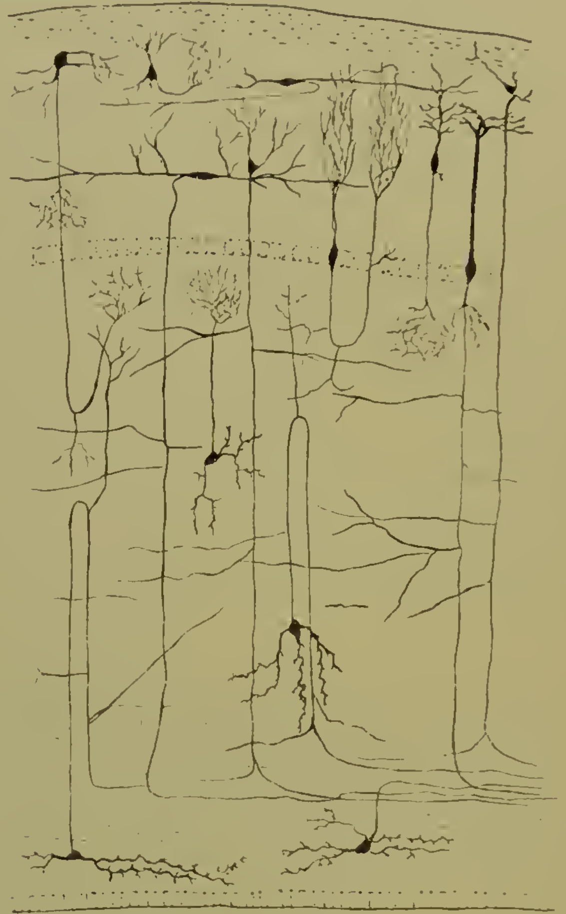


Fig. 130.

Sagittalschnitt aus dem Tectum opticum eines neugeborenen Sperlings. Zeichnung von S. Ramon y Cajal nach Präparaten von P. y Cajal.

Bei den Reptilien und besonders bei den Amphibien ist das Dach zwar principiell gleich aber doch etwas einfacher als bei den Vögeln gebaut. Namentlich sind die Ursprungszellen des tiefen Markes mehr nahe dem Ventrikel massiert, nicht so enorm wie bei Vögeln über die ganze Dicke verbreitet und deshalb haben sie auch gleichmäßigeres Aussehen. An der Abbildung Fig. 131 erkennt man wieder die schönen durch ihre Dendriten breite Flächen associierenden Ganglienzellen.

Auch der mächtige Lobus opticus der Fische enthält in all seinen Schichten außer den eintretenden Sehnervenfasern und den Ursprungszellen

des tiefen Markes, welche mit ihnen in Contact treten, im wesentlichen nur Zellen, diesmal in ganz besonderer Menge, welche mit all ihren Ausläufern innerhalb des Daches selbst verlaufend dieses nach allen Richtungen in sich selbst verbinden.

Das Mittelhirndachgrau erhält auch aus den Endstätten der anderen sensiblen Nerven Bahnen. Viele der Zellen senden aber auch solche Züge aus, die man bis in die motorischen Regionen der Nachhirnhaube, ja bis in das Rückenmark verfolgen kann.



Fig. 131.

Mittelhirndach von einem Reptile.

Rechts Zellen nach S. Ramon y Cajal, links Weigertsche Färbung der Nervenfasern.

Das Tectum mesencephali ist im wesentlichen Ursprungs- und Endganglion für die erwähnten Faserarten, außerdem für eine große Anzahl von intratectalen Associationsbahnen.

Die mächtige Ausdehnung dieses ganzen Apparates und sein so regelmäßiges Vorkommen weisen darauf hin, daß im Mittelhirndache ein für den Gesamtmechanismus des Nervensystemes ungemein wichtiger Apparat gegeben ist. Schon bei Myxine und Petromyzon vorhanden, gehört er offenbar den ältesten Grundapparaten an. Die Gesamtheit der tectalen Fasern bezeichnet man als das tiefe Mark des Mittelhirnes.

Das frontale Ende des Tectumgraues wird in der Mittellinie durch die Commissura posterior von dem Epiphysenabgange und dem Ganglion habenulae vorn scharf geschieden. Aber seitlich von dem centralen Hohlraume, da, wo die Schenkel der Commissur sich beiderseits in die Tiefe senken, liegen einige noch wenig bekannte Ganglien, für die, nur damit fruchtbare Weiterarbeit möglich werde, zunächst einmal eine Abscheidung durch Namengebung stattfinden möge. Ganz allgemein — Fische bis Säuger — nachweisbar ist der rundliche als Nucleus praetectalis zu bezeichnende und am weitesten frontal und dorsal liegende Kern. Ebenso scheint

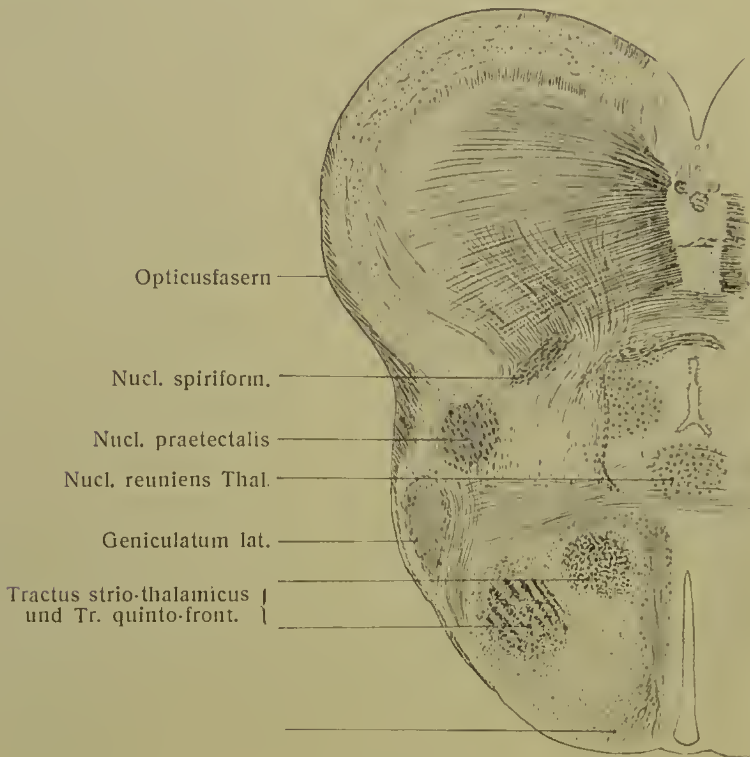


Fig. 132.

Varanus griseus. Frontalschnitt durch das Rostralende des Mittelhirndaches. Ventral Thalamusganglien getroffen.

ein Ursprungskern der Commissura posteriorfasern ventral und medial von dem Nucleus praetectalis überall da zu sein. Bei Amphibien und bei Petromyzon ist dieser Nucleus commissurae nur durch einige Zellen angedeutet, bei den Selachiern ist er deutlich abgeschlossen, bei den Knochenfischen noch nicht in dem posthabenularen Grau, wie einstweilen die grauen Massen, welche gerade da sehr reich entwickelt sind, genannt werden, abzuscheiden, bei Vögeln ist er wohl identisch mit einem bretzelförmigen Kerne — Nucleus spiriformis. Diese beiden letztgenannten Kerne sind bei den Teleostiern und den Vögeln, wo das Mittelhirndach den Thalamus bis zum Vorderhirn bedeckt, ganz in die dorsale Substanz des Thalamus eingelagert, sodaß sie ebensogut bei diesem beschrieben werden könnten.

Das caudale Ende des Mittelhirndaches zeigt schon bei Myxine und Petromyzon eine andere Anordnung des Graues als das frontale, auch verlaufen hier die Quercommissuren nicht so dicht als weiter vorn. Bei Myxine biegt es zudem scharf ventralwärts zur Oblongata herunter und hebt sich dadurch von dem Frontalabschnitte deutlich ab.

Bei den Teleostiern und den Selachiern aber unterscheidet es sich in seinem Aufbaue kaum oder nicht von dem übrigen Tectumabschnitte. Erst bei den Amphibien, deutlicher noch bei den Reptilien, Vögeln und den Säugern ändert sich das. Hier legt sich unter der Tectumformation jederseits ein eigenes Ganglion an, welches fest mit ihr zusammenwächst, das Corpus quadrigeminum posticum. Von diesem Körper, dessen Textur sich bei Säugern und auch bei den Reptilien sehr

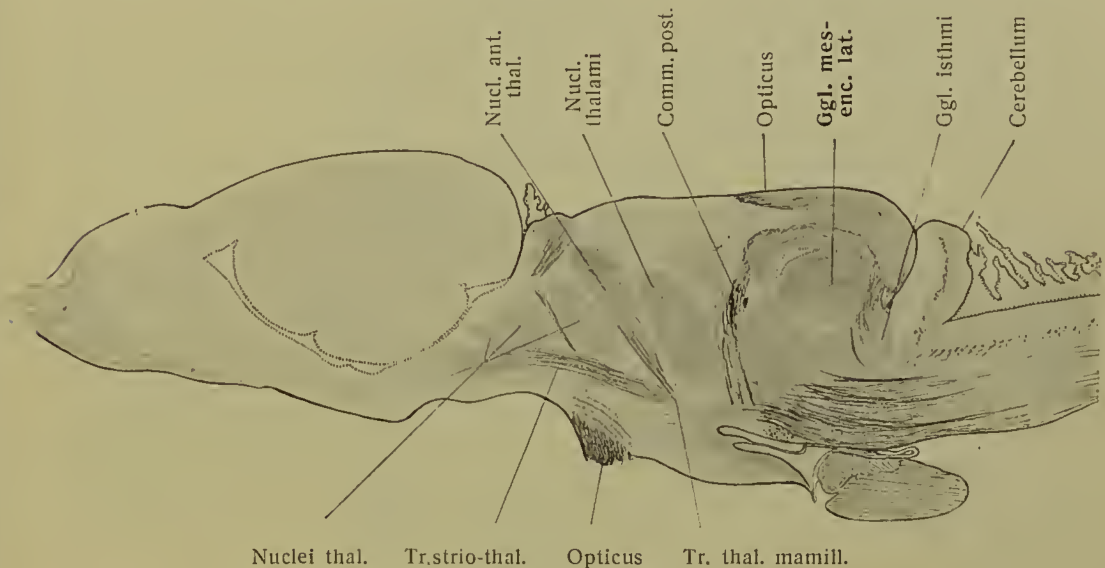


Fig. 133.

Sagittalschnitt durch ein Froschgehirn. Das Ggl. mesenc.-laterale an der Stelle, wo bei Reptilien-Säugern das Corpus posticum ausgebildet ist.

deutlich unter dem caudalen Mittelhirndache abhebt, Fig. 134, ist für die ersteren bekannt, daß er die Tractus bulbo-tectales aus dem Octavusgebiete aufnimmt, also eine secundäre Endstätte für die Octavusbahn ist. Das ist nun für die Vögel nicht nachzuweisen. Hier endet vielmehr die secundäre Octavusbahn in einem ganz anderen Ganglion, dem Ganglion mesencephali laterale. Dadurch scheint es zunächst fraglich, ob die beiden Kugelschalenabschnitte, welche in Fig. 135 als Corpus posticum bezeichnet sind, mit dem gleichen Körper der Säuger mehr als die Lage gemein haben. Aber eine Betrachtung des Ganglion mesencephali laterale lehrt sehr Merkwürdiges. Bei allen Teleostiern, Ganoiden und Selachiern, aber auch bei Amphibien und Reptilien und Vögeln liegt beiderseits vom Ventrikel des Mittelhirndaches dem Basalabschnitte ein mächtiges, langgestrecktes Ganglion, eben das Ganglion mesencephali laterale auf. Seine dicken Wülste fallen sofort in die Augen, wenn

man an einem Knochenfischgehirne das Mittelhirndach wegnimmt. Dort hat man sie als Tori semicirculares bezeichnet. Auf Fig. 167 sind sie bei Chimaera gut zu sehen, ebenso auf Fig. 108. Hier nun enden in der Tat mächtige secundäre Bahnen aus dem Octavusgebiete und bei Fischen und Vögeln auch welche aus dem Endgebiete des Trigeminus. Bei den Amphibien erkennt man, daß die lateralen Teile des Ganglions mit dem caudalen Mittelhirndache verschmelzen und gerade dahin geraten, wo bei den übrigen Vertebraten das Corpus posticum liegt. Auf Fig. 133 ist das gut zu sehen. Bei den Reptilien, Vögeln und Säugern bildet sich an der Verschmelzungsstelle



Fig. 134.

Huhn, 8 Tage nach dem Verlassen des Eies. Noch nicht alle Fasern markhaltig. Sagittalschnitt. Zur Demonstration des Nucl. praetect. und des Ggl. mesenc. lat.

das Corpus posticum und bei den erstgenannten beiden bestehen Ganglion mesencephali laterale und Corpus posticum neben einander.

Bei den Säugern ist der ältere Apparat ganz verschwunden, es besteht nur der jüngere im caudalen Abschnitte des Mittelhirndaches fort. So scheint es, daß im Laufe der Stammesentwickelung der gleiche Apparat sich mehr und mehr zu zwei Apparaten differenziert, die bis zu den Vögeln hinauf noch neben einander bestehen (A. Kappers).

Die besondere Ausbildung dieser secundären Octavuscentren bei Schwimmern und Fliegern weist auf Beziehungen zur Locomotion und Statik hin.

Es ist aber fraglich, ob damit die Bedeutung des hinteren Vierhügels erschöpft ist. Schon bei den Reptilien, wo doch noch ein kleines Ganglion mesencephali neben ihm besteht, deutlicher aber

bei den Vögeln, entwickeln sich im caudalen Mittelhirnabschnitte auch noch andersartige Kerne. Bei den Vögeln sind es zwei mäch-

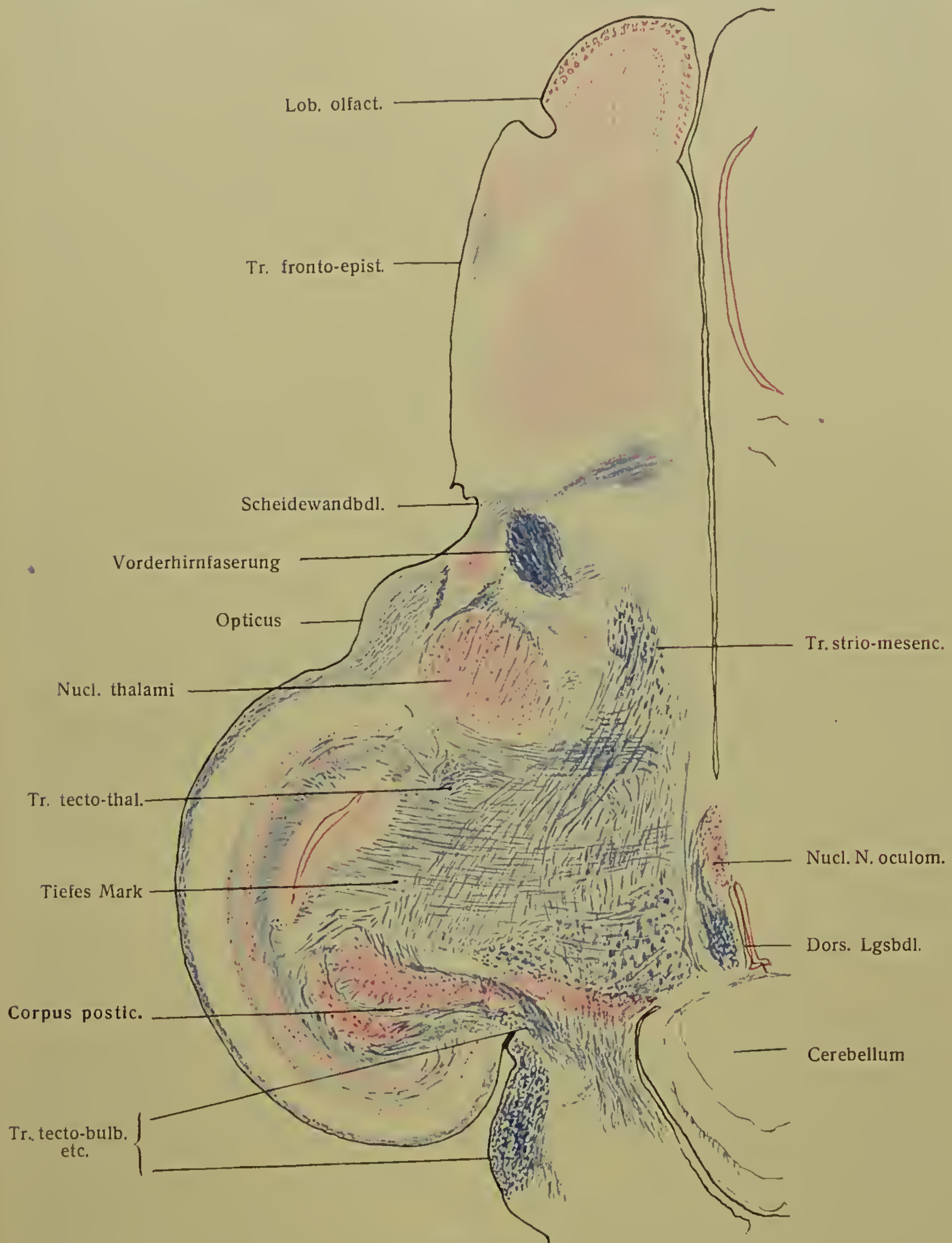


Fig. 135.
Taube. Horizontalschnitt durch das ganze Gehirn.

tige Kernplatten, die unter dem caudalen Abschnitte des Dachgraues vor einander angeordnet und in die absteigenden Tectalbahnen so eingezwängt sind, daß es bisher nicht gelungen ist, ihre Faserbeziehungen ganz sicher zu stellen. Die meisten Autoren be-

trachten diese Fig. 135 gezeichneten Körper als echtes Corpus posticum. Es wäre sehr möglich, daß der bei den Säugern vorhandene Apparat des hinteren Hügels aus mehreren Componenten entstanden ist. Dann existiert bei Säugern lateral und ventral von den hinteren Vierhügeln das Corpus geniculatum mediale, in welchem ganz wie im hinteren Hügel eine secundäre Acusticusbahn endet. Ein Analogon finde ich zunächst nur bei Amia calva. Hier geht nämlich lateral von dem Grau des Ganglion mes. lat. ein mächtiger Körper aus, welcher an der Lateralseite des Gehirnes auch vorragt und in ihm endet oder entspringt, ein starker, ganz markloser Faserzug, welcher bis in die



Fig. 136.

Frontalschnitt durch die Gegend der Commissura posterior von Spinax niger. Die subcommissuralen Zotten.

Gegend der Acusticuskerne mit Sicherheit verfolgt werden kann. Es wird wohl möglich sein, bei genauem Suchen auch bei anderen Tieren ähnliches zu finden, doch kann es nur unbedeutend entwickelt sein. Die Möglichkeit, daß sich hier ein Geniculatum mediale bildet, ist vorhanden.

Die Topographie aller der genannten kleineren Mittelhirnkerne, auch die des Ganglion isthmi, welches gelegentlich mit dem Corpus posticum verwechselt worden ist, wird aus dem Fig. 134 abgebildeten Sagittalschnitte klar.

Der ganze Ventrikel des Mesencephalon ist von einem dichten centralen Höhlengrau ausgekleidet, in welchem außer vielen zerstreuten Zellen zahllose markhaltige, sehr feine Fäserchen vorhanden sind. Direkt an dem Ventrikel liegen die sehr langgeschwänzten

Epithelien des centralen Hohlraumes. Ihre Endfäden ziehen bei allen niederen Vertebraten durch die ganze Dicke des Tectum hindurch bis zur Oberfläche, so dessen Stützgerüst bildend. Der Zellkörper ist relativ niedrig. Nur ganz vorn am Tectum, da wo die Commissura posterior den Mittelhirnventrikel überbrückt, findet man ganz regelmäßig einige Zotten mit langen Epithelien in diesen herabragen. Ihr Epithel ist protoplasmareicher als das der übrigen Aquaeductteile. Deshalb und weil bei Petromyzon ein echter Plexus chorioides über dem ganzen Mittelhirne besteht, liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit dem Reste eines unter besonderen Umständen mächtigen secernierenden Apparates zu tun haben.

Der Raum zwischen Epithel und Tectumformation ist immer von zahllosen Lymphspalten durchzogen, er stellt ein eigenartiges lockeres Gewebe dar, das wohl mit der secernierenden Funktion des Ventrikelepitheles nicht ohne functionellen Zusammenhang ist.

Der nervöse Apparat im Dache ist jedenfalls derjenige, welcher die Hauptfunktion des Mittelhirnes bestimmt. Dafür spricht seine mächtige Entfaltung. Immerhin liegen auch in der Mittelhirnbasis einige gangliöse Apparate. Zunächst begegnet man ganz regelmäßig den Ursprungskernen für die Augenbewegungsnerven, den Oculomotorius und den Trochlearis dicht unter dem centralen Höhlengrau am Boden des Ventrikels beiderseits von der Mittellinie. Bei Myxine und Proteus fehlen sie mit der Atrophie des Auges complett, bei den Amphibienlarven und den geschwänzten Amphibien sind sie nur durch ganz wenige Zellen vertreten, bei Vögeln und großen Reptilien scheinen innerhalb der zahlreichen größeren multipolaren Zellen des Oculomotoriuskernes sich einzelne Gruppen, vielleicht für einzelne Muskeln bestimmt, zu bilden. Der Kern ist immer paarig, ein unpaarer medianer Anteil wie bei Säugern ist mir nie vorgekommen. Fast bei allen Tieren aber sehe ich zu jedem Oculomotorius Fasern aus dem gekreuzten Kerne neben den direkten Fasern. Fig. 153 sind sie von Iguana abgebildet.

Ein sehr merkwürdiges Verhältnis scheint bei Petromyzon zu bestehen. Hier liegt zwischen den beiden Kernen eine so mächtige Kreuzung, daß man fast den Eindruck erhält, es komme jeder Nerv aus dem andersseitigen Kerne. Hier liegen auch einige Ursprungszellen wesentlich ventraler als andere. Fig. 137.

Der Trochleariskern ist nur bei ganz großen Tieren von dem frontaler liegenden Oculomotoriuskerne abzuschneiden, soweit die Zellen in Betracht kommen. Der Verlauf der aus ihm stammenden Wurzelfasern isf aber ein durchaus verschiedener. Während nämlich die Oculomoriusfasern sich, den Hirnstamm fast senkrecht ventralwärts durchbrechend, hinausbegeben an die Unterfläche des Gehirnes, um dann frontalwärts an der Hirnbasis entlang zur Augenhöhle zu ziehen, gelangen alle Trochlearisfasern — kein Tier macht eine Ausnahme —

in horizontal rückwärts gerichtetem Zuge in das Verbindungsstück von Mittelhirndach und Cerebellum. Da kreuzen sie regelmäßig und dann begeben sich die gekreuzten Fasern am ventralen Rande des Tectum opticum nach vorne. Fig. 139.

Die Substantia reticularis der Haube, welche in dem oberen Rückenmarke und namentlich in der Oblongata sich dorsal von den

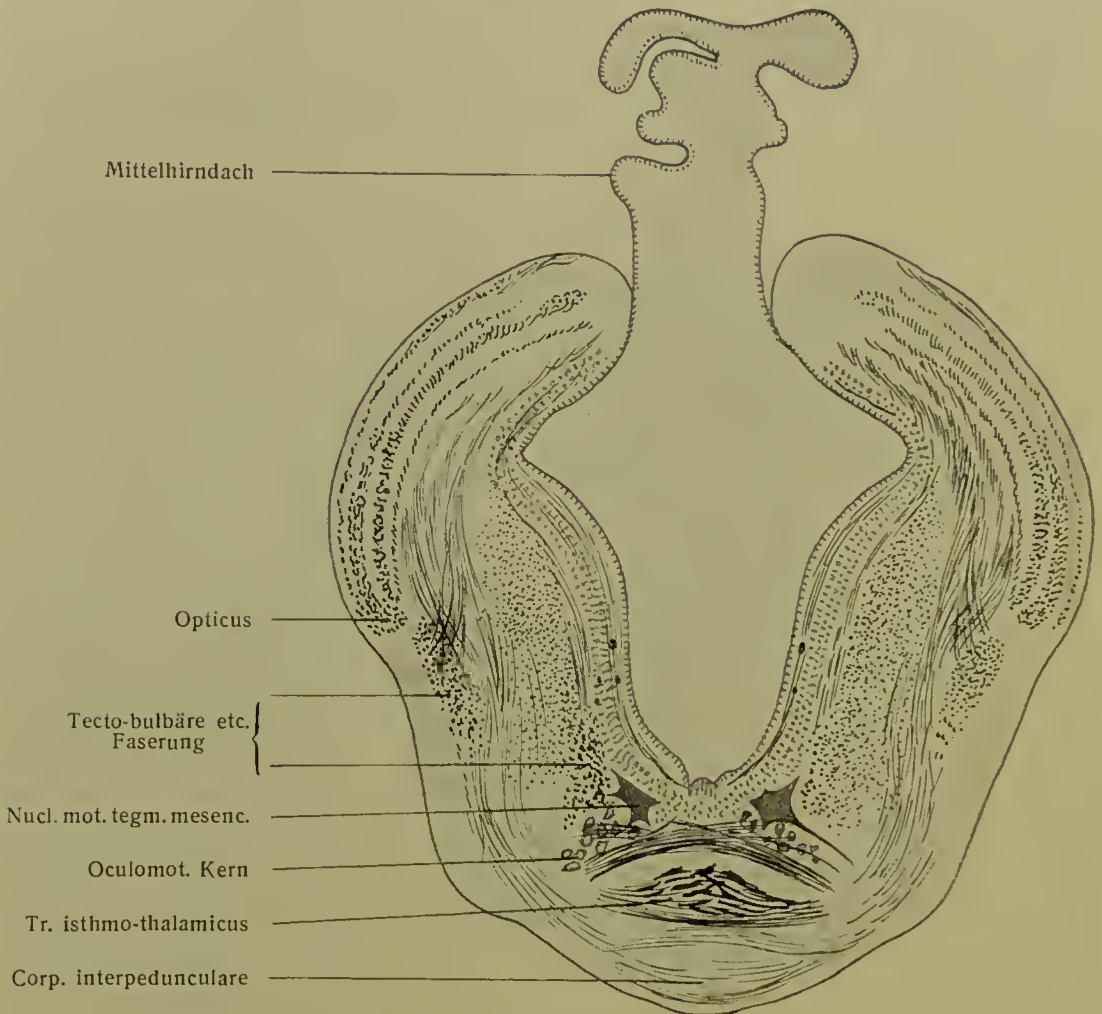


Fig. 137.

Frontalschnitt durch die Gegend der Oculomotoriuskerne von Petromyzon fluviatilis. Axencylinderfärbung. Man beachte außer der im Text erwähnten Kreuzung hier die rein epitheliale Decke des Mittelhirnes, außerdem die Kreuzung der Tractus isthmo-thalamici.

Ventralsträngen und unter der Kernregion ausbreitete, reicht bis in das Mittelhirn hinauf. Ihre zerstreuten Zellen liegen beiderseits von der Raphe der Basis bis weithin lateral. Man kann da — Fische, Reptilien, Vögel — eine laterale von einer medianen Gruppe bald mehr, bald weniger gut scheiden. In diesem Ganglion mesencephali profundum laterale und mediale enden Fasern aus dem Tectum, bei Knochenfischen auch welche aus dem Kleinhirne. Diese Zellgruppen gehören höchstwahrscheinlich dem System der Nuclei motorii tegmenti an, das S. 113 beschrieben worden ist.

Sie erinnern sich, daß ein wesentlicher Teil der aus diesen Kernen abwärts ziehenden Fasern im dorsalen Längsbündel, dicht neben der Mittellinie lagerte, auch daß dieses bei den Fischen etwa in der Höhe des Vestibularis aus einigen Riesenzellen mächtige Riesenfasern, die

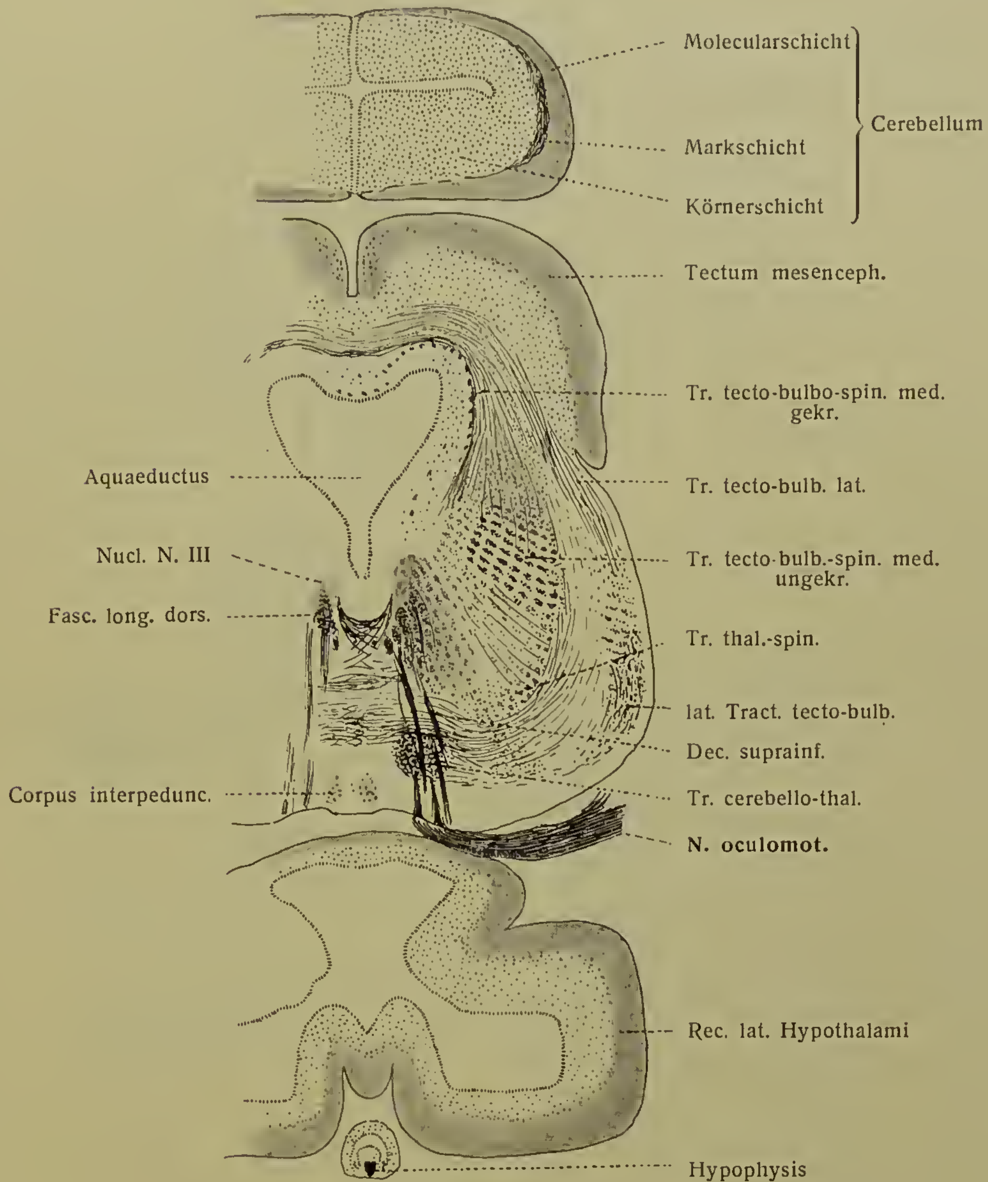


Fig. 138.

Scyllium canicula. Oculomotoriuswurzeln.

bis in den für den Schwanz bestimmten Rückenmarksteil zogen, erhielt. Einige solche Riesenzellen liegen auch in der Mittelhirnhaube. Sie könnten als Nucleus motor. tegmenti mesencephali bezeichnen werden.

Bei Myxine und bei Petromyzon, Fig. 137, 140 begegnet man da wenigen ganz enormen Zellen, die ihre dicken Axencylinder caudalwärts bis in das Rückenmark hinein, ja wahrscheinlich durch dessen

ganze Länge senden. Diese Zellen sind bei Petromyzon so groß, daß man sie mit bloßem Auge erkennt. Bei den Knochenfischen, s. Fig. 108, sind sie kleiner aber auch zahlreicher. Das aus ihnen entspringende Bündel verläuft im Areal des dorsalen Längsbündels und gesellt sich in der Höhe des Vestibularis zu den dort entspringenden Riesenfasern für die Seiten- und Vorderstränge s. Fig. 12.

Bei den Teleostiern — nicht bei allen — erhebt sich da, wo die Ganglienzellen des diencephalischen Nucleus motorius tegmenti liegen,

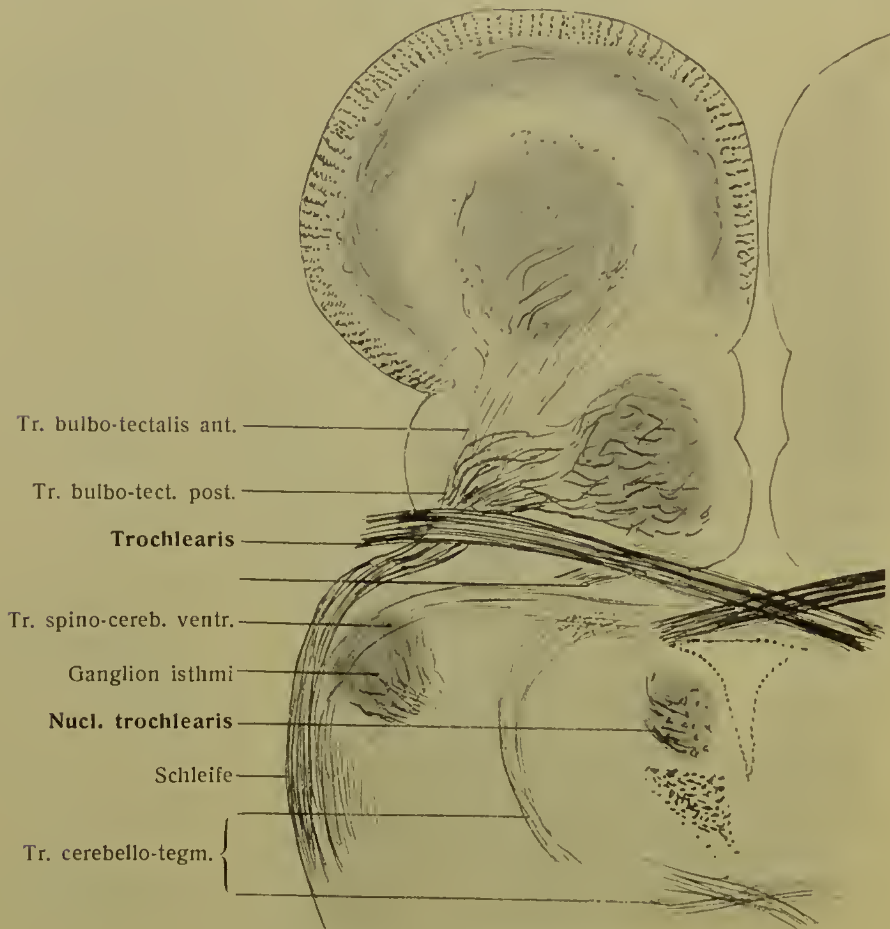


Fig. 139.

Eidechse Schnitt durch die Trochleariskreuzung und den Trochleariskern.

eine Ganglienmasse vom Aquaeductboden dorsalwärts, um mit dem Kleinhirn zu verschmelzen. Es ist das Fig. 108 abgebildete Übergangsganglion, in dem vielleicht nur eine Hypertrophie des erwähnten Kernes gegeben ist.

Ein mächtiger Faserapparat verbindet, wie erwähnt, die beiden Hälften des tectalen Eigenapparates. Er ist bereits bei Myxine nachweisbar (Fig. 140) und wird dann überall gefunden, am stärksten entwickelt da, wo das Tectum selbst wie bei den Fischen und Vögeln sehr entwickelt ist. Der größte Teil dieser Verbindungen

liegt als tiefste Markschicht im Tectum, ein kleinerer zieht — Teleostier — zur Basis des Mittelhirnes um sie überquerend — Com-



Fig. 140.

Schnitt durch das Mittelhirn von Myxine.
Die großen Zellen des Nucl. mot. tegmenti mesenceph.

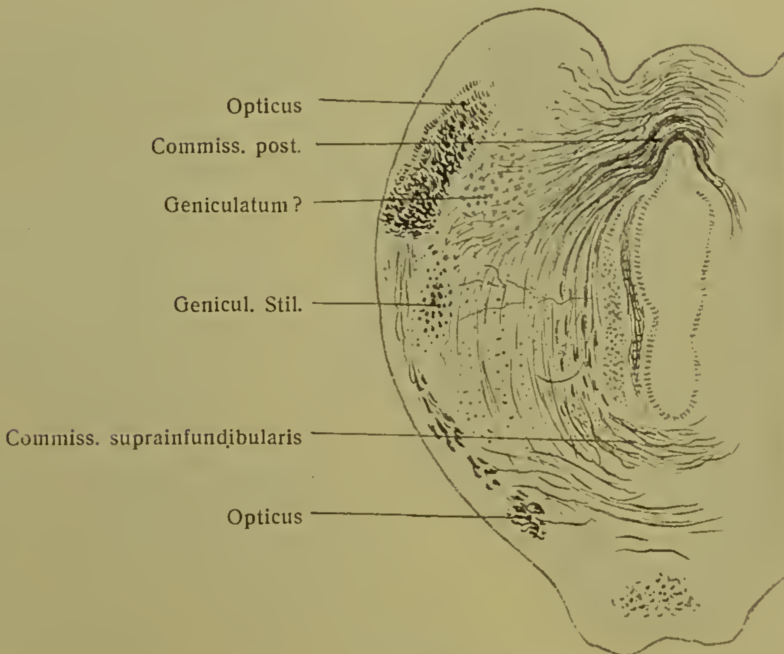


Fig. 141.

Petromyzon. Die Querverbindungen im Mittelhirn. Schnitt frontal von dem Fig. 137 abgebildeten. Dorsal von der Commissura post. die Commissur des tiefen Markes.

missura ansulata — an der anderen Seite wieder zum Dache aufzusteigen. Vgl. Fig. 155, 160. Wir wissen heute noch nicht, ob hier überhaupt echte Commissurenfasern liegen oder ob es sich nicht um Kreuzungen der ein- und austretenden Faserzüge im Dache und an der Basis handelt.

Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß echte Commissurenfasern vorhanden sind, weil die Gesamtmasse der zum Mittelhirndache tretenden Fasern kaum so groß ist, daß sie für alle diese Kreuzungen ausreichte. Man hat diese Commissura tecti wohl zu unterscheiden von der ihr meist frontal vorgelagerten Commissura posterior. Sie scheint manchmal nur deren caudale Fortsetzung, unterscheidet sich aber durch ihr Faserkaliber immer durchaus von jener.

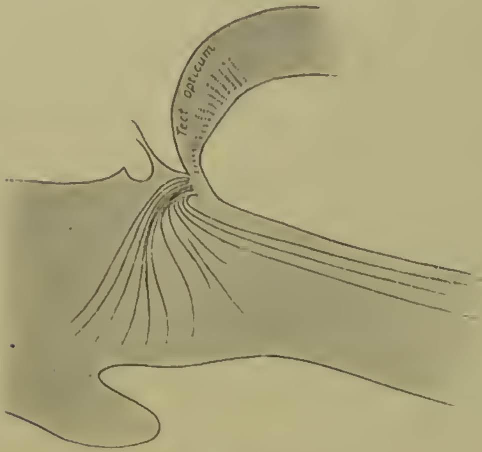


Fig. 142.

Sagittalschnitt durch Mittelhirn und Thalamus des Frosches. Die Verteilung der Commissura posterior in der Haube schematisch eingetragen.

Auch bei Petromyzon, wo der größte Teil des medialen Tectum in einen Plexus umgewandelt ist, fehlt die dorsale Commissur nicht. Sie ist hier in zwei Teile getrennt. Der frontale, dicht hinter und über der Commissura posterior, verbindet die Frontalabschnitte des Mittelhirndaches, der caudale stärker entwickelte beginnt erst da, wo der häutige dorsale Abschluß des Daches aufhört.

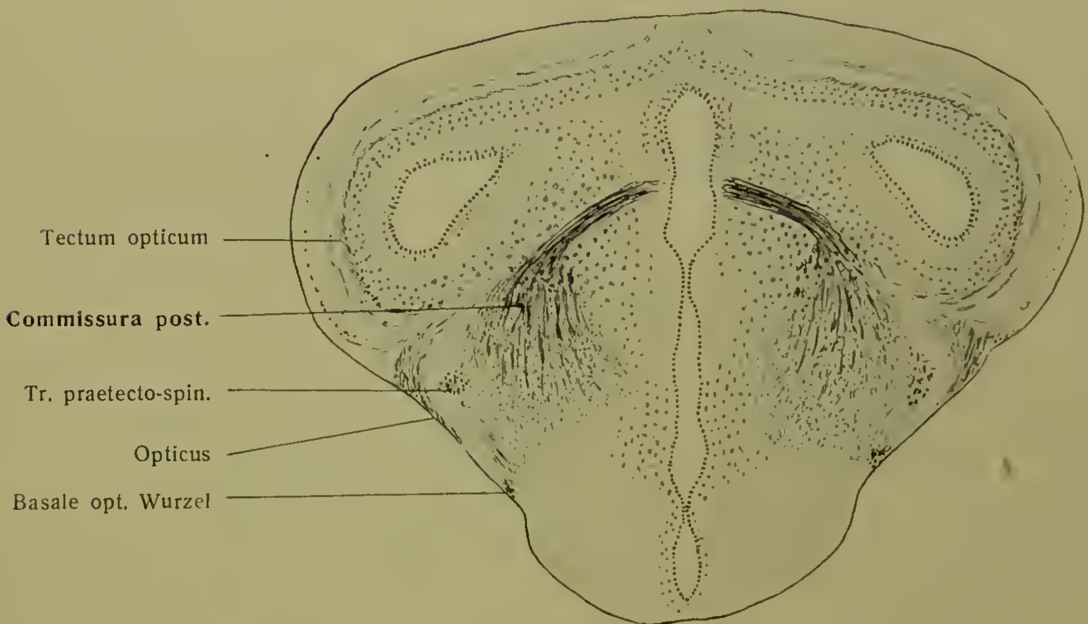


Fig. 143.

Rana. Schrägschnitt durch das Mittelhirndach oben, den Thalamus unten. Verlauf der Commissura posterior.

Auch die Haube des Mittelhirnes ist mit derjenigen der anderen Seite durch ein Fasersystem verbunden. Dieses heißt Commissura posterior.

Gleich dem dorsalen Längsbündel ist die Commissura posterior bei allen Vertebraten vorhanden. Nur bei Myxine fehlt sie den meisten

Exemplaren. Die Commissur ist immer in eine eigene Platte eingebettet, die dem Mittelhirndache vorgelagert ist. (Fig. 185, 233). Frontal grenzt sie an die später zu beschreibende, zum teil marklose Commissura habenularis, doch wird sie von ihr genau in der Mittellinie durch den feinen Epiphysenabgang getrennt (Fig. 185). Caudal kommen immer die markhaltigen sehr dicken Fasern direkt in Contact mit den feineren, welche die Dachcommissur des Mittelhirnes bilden, Fig. 141, 175. Diese sind sehr häufig schon mit ihnen zusammengeworfen worden.

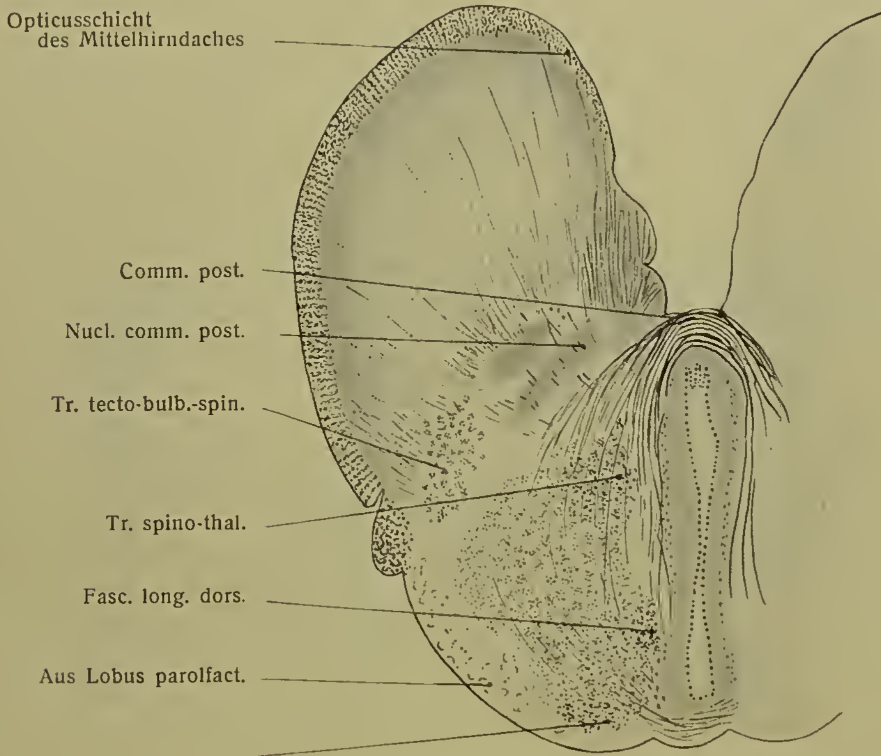


Fig. 144.
Ein analoger Schnitt wie Fig. 143 von Chelone midas, der Riesenschildkröte.

Dicht caudal vom Ganglion habenulae liegt bei allen niederen Vertebraten als frontalstes Ganglion des Mittelhirnes jederseits vom Eingange in den Aquaeductus ein etwa linsenförmiger Körper, das Ganglion der Commissura posterior (lentiforme mesencephali). Fig. 144. Aus diesem bisher bei Teleostieren, Reptilien und Vögeln nachgewiesenen Kerne — bei Vögeln besteht er aus zwei durch die Zellform geschiedenen Teilen — kommen Fasern der Commissur. Sie treten medianwärts um den Aquaeductus an seinem frontalsten Ende zu überqueren. Da, wo sie sich zu geschlossenem Zuge sammeln, legen sich einige an die laterale Seite des dorsalen Längsbündels, mit dem dann der für die Oblongata bestimmte Faseranteil caudal zieht. Der größere Teil aber hat anderen Verlauf. Er ist zwar überall sichtbar aber ganz klar und relativ einfach nur bei Petromyzon und

den Amphibien zu übersehen. In ihm ist nämlich ein mächtiges Commissurensystem des gesamten Haubenapparates gegeben, welches sich vom Thalamus bis zum Mittelhirne erstreckt. Fig. 143 zeigt sehr gut wie dieses System beiderseits in die Haube ventralwärts taucht. Im Bereiche der ventralen Haubenteile lösen sich die Bündel allmählich auf. S. Fig. 142.

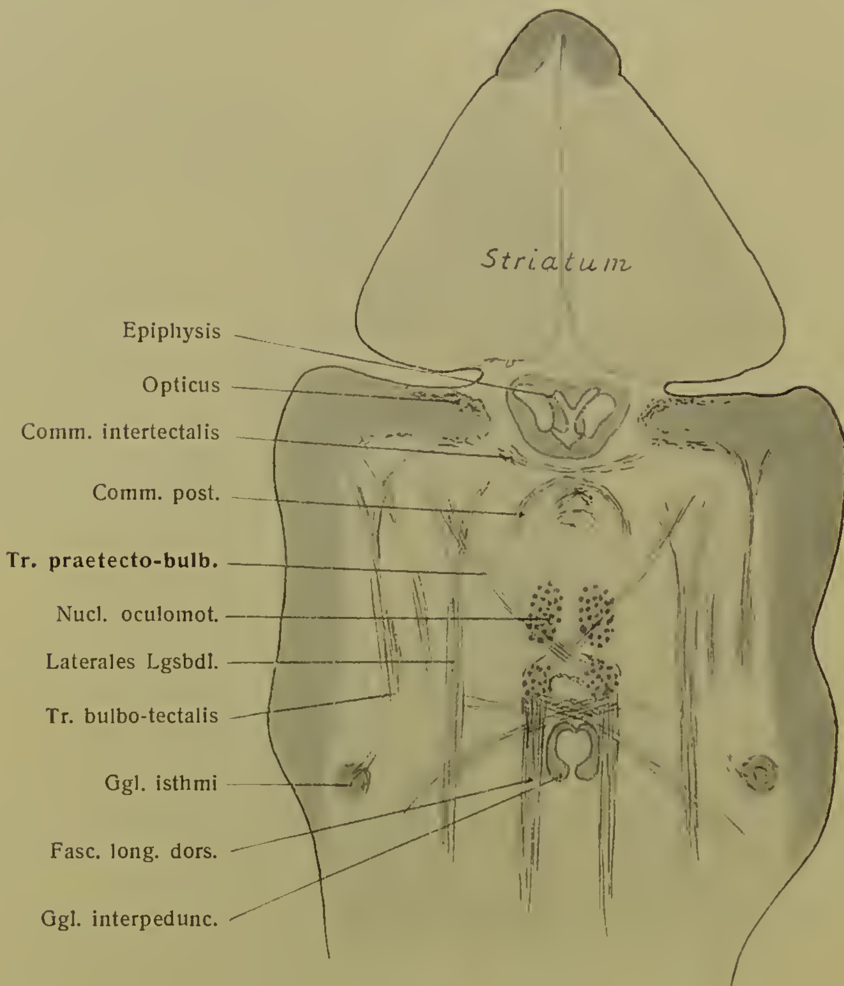


Fig. 145.
Teleostier, Zoarces viviparus, mit unfertiger Markumhüllung der Nerven. Horizontalschnitt.

Das ganze so regelmäßig vorhandene System gehört auch zu den am frühesten markhaltig werdenden, es muß zu den Grundapparaten gerechnet werden.

Dreizehnte Vorlesung.

Die Verbindungen des Mittelhirnes.

M. H.! Es gibt keinen Hirnteil, der in so mannigfachen Beziehungen zu allen anderen steht und keinen, bei dem diese Beziehungen so constante, so überall wiederkehrende sind, wie das Mittelhirndach.

Es ist ganz zweifellos das allerwichtigste Vereinigungscentrum des Tiergehirnes, ja es scheint an sein Funktionieren so sehr der Ablauf der centralen Vorgänge geknüpft, daß es niemals, einerlei wie atrophisch sonst ein Gehirn ist, hier zu wesentlicher Rückbildung kommt. Die ungeheure Fasermasse, welche zu dem Eigenapparat in Beziehung tritt, gliedert sich in receptorische und effectorische Bahnen. Sie gelangt von den Seiten heran oder tritt durch die Seitenteile hinab. Nur die Zuzüge aus frontalen Abschnitten, die aus dem Vorderhirne und dem Thalamus, erreichen das Tectum durch die Mittelhirnbasis.

Es ist natürlich nicht ganz leicht, in all dem Faserwerke, welches den ventralen Abschnitt des Mittelhirndachs erfüllt, klar die Einzelbeziehungen zu erkennen. Ganz unmöglich aber scheint es, diese Aufgabe an erwachsenen Tieren zu lösen. Da bieten sich nun als willkommenes, höchst einfaches Objekt die Larven der Amphibien und die Embryonen der Reptilien und Vögel. Hier entwickelt sich nämlich vor allen anderen Fasersystemen des Mittelhirnes, also namentlich auch vor dem Opticus, das System des tiefen Markes. Es hat Markscheiden in einer Periode, wo — außer etwa den Kernen der Hirnnerven und dem hinteren Längsbündel — in jener Gegend kein anderes System markhaltig ist. Geht man bei der Betrachtung eines Frontalschnittes hier von dem Ventrikelepithel nach außen, so gelangt man erst zu einer Schicht lockeren, zellarmen Gewebes, dem Ependym, dann zu einer solchen mit großen Ganglienzellen und über ihr in die einzige markhaltige Schicht der Dachplatte, in die Schicht des tiefen Markes; weiter darüber hinaus erkennt man nur noch Zellen und marklose dünne Fäserchen. Es läßt sich nun leicht erkennen, was aus diesem Marke wird, Fig. 146. Ein Teil gelangt direkt an der Seite des Mittelhirnes herab zur Hirnbasis und zieht da caudalwärts, ein zweiter geht den gleichen Weg, kreuzt aber erst die Mittellinie, ehe er sich abwärts wendet. Diese Kreuzung heißt bei älteren Autoren Commissura ansulata. Diese beiden Teile zusammen stellen die laterale Abteilung des tiefen Markes dar. Es gibt aber auch eine mediale. Die zu innerst, dem Ventrikel zunächst liegenden Fasern wenden sich nämlich nicht an die Hirnbasis. Sie ziehen eine Strecke der Ventrikelwand parallel und spalten sich dann, ganz wie die laterale Abteilung in einen Teil zur gleichen und einen solchen zur gekreuzten Seite. Der Teil, welcher gleichseitig bleibt, endet zum Teile in dem Ganglion profundum laterale Mesencephali, der gekreuzte



Fig. 146.
Der Verlauf der Faserung aus dem Mittelhirndache. Schema.

andere Abschnitt umfaßt den Ventrikelboden, der hier immer eine schmale Spalte nur bildet, und formiert unter ihm in schön geschwungenen Linien die „Haubenkreuzung". Nachher zieht er dicht an der Mittellinie, ventral von den Fasern des hinteren Längsbündels, siehe Fig. 149, caudalwärts.

Das alles sind also Bündel, welche das Mittelhirndach mit weiter caudal liegenden Abschnitten verbinden.

Die einfache anatomische Verfolgung all dieser Fasermassen reicht nicht aus, über ihr Ziel oder über ihre Herkunft Klarheit zu gewinnen. Wohl aber ist das möglich, wenn man die Degenerationen verfolgt, welche nach Dachverletzungen rückenmarkwärts eintreten und diejenigen, welche nach Verletzung caudaler oder rostraler Abschnitte bis zum Mittelhirne hinziehen. Solche Untersuchungen sind bei Säugern öfter gemacht, für niedere Vertebraten stehen mir hier die Resultate zur Verfügung, welche Wallenberg an Vögeln und Teleostiern gewonnen hat.

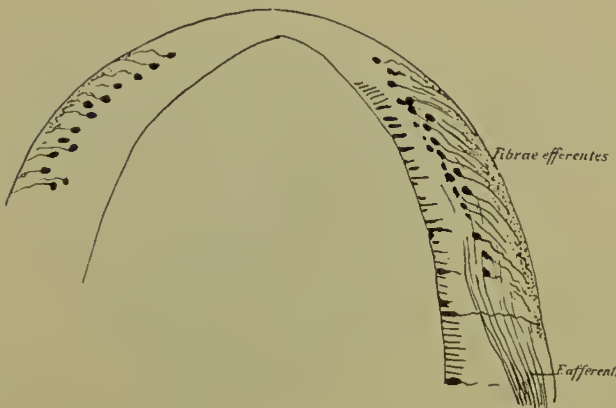


Fig. 147.
Mittelhirn des Hühnchens. Silberreduction.
Aus- und einstrahlende Fasern.

Faßt man alle Einzelfunde zusammen, so kann man das Folgende aussagen: Das Tectum opticum nimmt aus sensiblen Hirnmassen der Oblongata und des Rückenmarkes zahlreiche afferente Bahnen auf und es entsendet aus seinen Zellen Züge zu den motorischen Zellkernen in der Substantia reticularis der Haube.

Am längsten bekannt und an jedem Schnitte sofort zu sehen, sind die Fibrae afferentes, seitlich aus der Oblongata und dem Rückenmarke hinauf ziehende Bahnen, welche als Mittelhirnschleife zusammengefaßt werden. In ihr liegen am weitesten ventral die Tractus spinotectales, denen wir schon im Rückenmarke und der Oblongata begegnet sind. Sie enden in allen Teilen des Daches, besonders den caudaleren, gelangen aber bei Teleostiern das ganze Mittelhirn durchquerend bis zu den posthabenularen Kerngruppen und in das frontalste Dachgebiet. Ihnen liegen dorsal die viel stärkeren Tractus bulbotectales auf. In ihrer Hauptmasse entstammen sie dem Acusticusapparate, doch verlaufen auch Quintuszüge mit ihnen. Dieser mächtige bulbäre Faserzuwachs endet bei Säugern im Ganglion des hinteren Hügels, bei den niederen Vertebraten in den zum Teil homologen Stätten des Ggl. mesencephali laterale.

Soviel zunächst über die Fibrae afferentes. Sie haben wohl alle bereits im Niveau der betreffenden Hirnnervenkerne gekreuzt.

Die Fasern, welche das Mittelhirndach aussendet, entstammen wahrscheinlich den großen am tiefsten liegenden Zellen. An dem Schnitte (Fig. 149) erkennt man, daß nach Zerstörung eines Dachabschnittes bei der Taube — bei Vögeln ist diese ganze Tectumfaserung besonders stark ausgebildet — Züge entarten, welche im Mittelhirn bereits kreuzen und solche, welche zunächst direct zur Basis ziehen, um die Schleifenfaserung zu verstärken. Auch sie scheinen, mindestens bei Fischen, vorher an der Hirnbasis zu kreuzen.

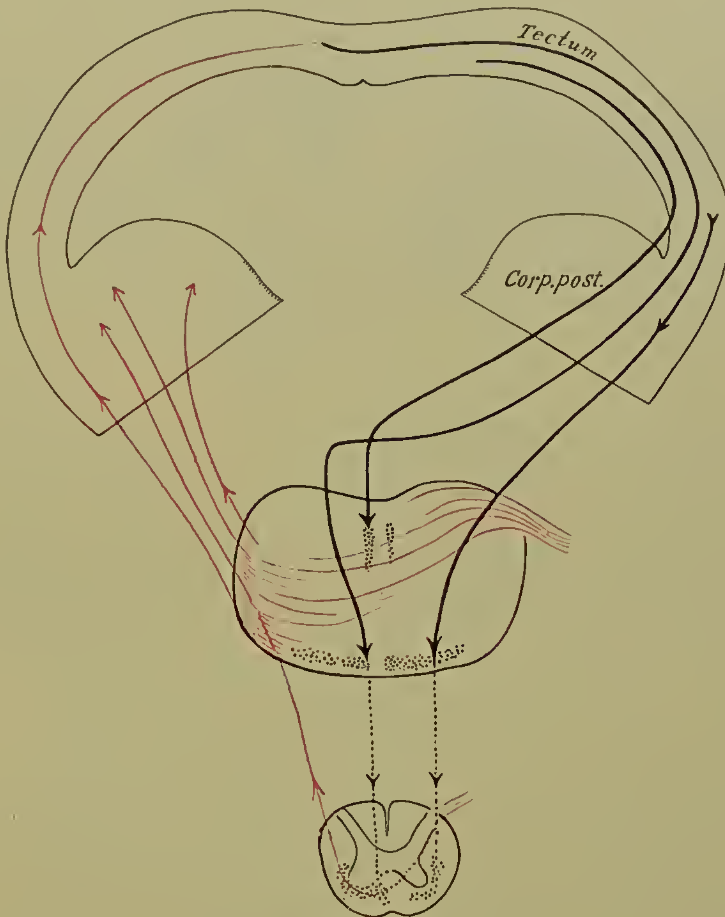


Fig. 148.

Schema der Faserung des Mittelhirndaches.
Fibrae afferentes roth, Fibrae afferentes schwarz.

Die medial herabziehenden Fasern kreuzen, s. Fig. 150, und geben dabei massenhafte Collateralen an die Kerne des Oculomotorius ab, dann ziehen sie weiter caudal als unter dem dorsalen Längsbündel gelagerter Zug, der bis in die Mitte der Oblongata etwa verfolgt werden kann. Er endet wohl in den Abducenskernen oder daneben im motorischen Kerne der Oblongatahaube. Das auch Fasciculus praedorsalis genannte Bündel soll hier als Tractus tecto-bulbaris medialis cruc. bezeichnet werden. Es ist bei allen Vertebraten nachweisbar. Bei Scyllium liegt es ganz basal. Fig. 150.

Mit diesem Systeme entspringt aus besonders großen, zuweilen dicht gelagerten Zellen — Nucleus magnocellularis tecti — ein



Fig. 149.
Taube. Schnitt durch das links verletzte Tectum opticum. Entartung der Fibrae efferentes tecti. Diese sind durch Überosmiumsäure geschwärzt.

nicht kreuzender Faserzug, welcher sich zu gutem Teile in dem Kaumuskelkerne des Trigeminus erschöpft, aber auch directe Fasern in



Fig. 150.
Die medialen Fibrae Tecto-bulbares. Mittelhirn eines nur 18 cm langen Scyllium

den Trigeminus hinaussendet. Der Nucleus magnocellularis ist bei einigen Fischen, dann besonders aber bei den Schildkröten ganz enorm ausgebildet, vielleicht wegen der besonderen Entwickelung der Kau-

muskulatur. Der aus ihm entspringende Zug wird gewöhnlich als Radix mesencephalica Quinti bezeichnet.

Die lateral dem Mittelhirngrau entströmenden Fasern gelangen in schnell sich schließendem Zuge an die Basis und ziehen da, bei Vögeln zu größerem Teile ungekreuzt, zu kleinerem wohl kreuzend — das ist nicht sicher — caudal. Sie enden als ventraler Tractus tecto-bulbaris zum Teil in dem motorischen Felde der Oblongata, zum anderen aber können sie als Tractus tecto-spinalis bis in das Rückenmark verfolgt werden. Ihre Endstätte dort liegt nahe an den motorischen Kernen.

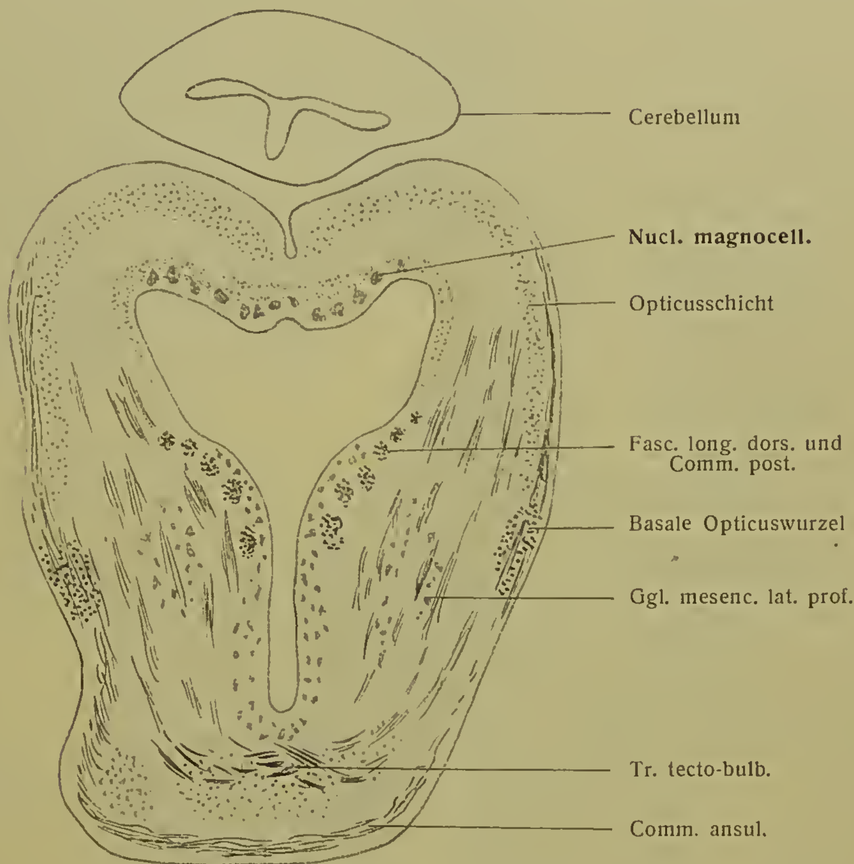


Fig. 151.

Mittelhirn von Chimaera monstrosa.
Der Nucleus magnocellularis tecti und die tecto-bulbare Faserung.

Die in das Tectum mündenden und dort entspringenden, auch die im Tectum selbst und ventral in der Haube kreuzenden Fasermassen sind in den verschiedenen Klassen sehr verschieden entwickelt. Es empfiehlt sich deshalb diese zweifellos für das Individuum hochwichtige Faserung, die keinem Wirbeltier fehlt, bei Fischen, Reptilien und Vögeln aber enorm anwächst, noch an einigen Beispielen in ihrer Gesamtheit zu studieren.

In Fig. 152 sind die relativ klaren Verhältnisse demonstriert, welche man an dem Gehirn eines nicht reifen Teleostiers finden kann.

Das Präparat mag gleichzeitig über die Lage des Ganglion mesencephali laterale auf dem Querschnitte zu orientieren. Hier ist auch gerade der frontale Rand der als Commissura ansulata bezeichneten Gruppe von mannig-

fachen Mittelhirndachfasern getroffen, die an der Mittelhirnbasis dicht frontal vom Corpus interpedunculare liegt.

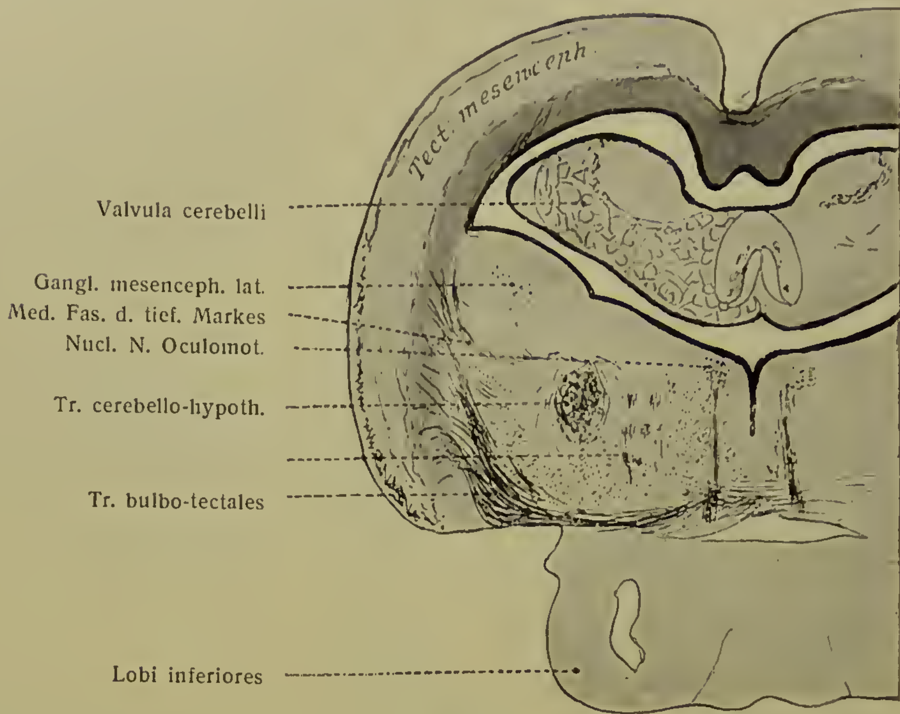


Fig. 152.

Frontalschnitt durch das Mittelhirn eines Knochenfisches, Rhodeus amarus.

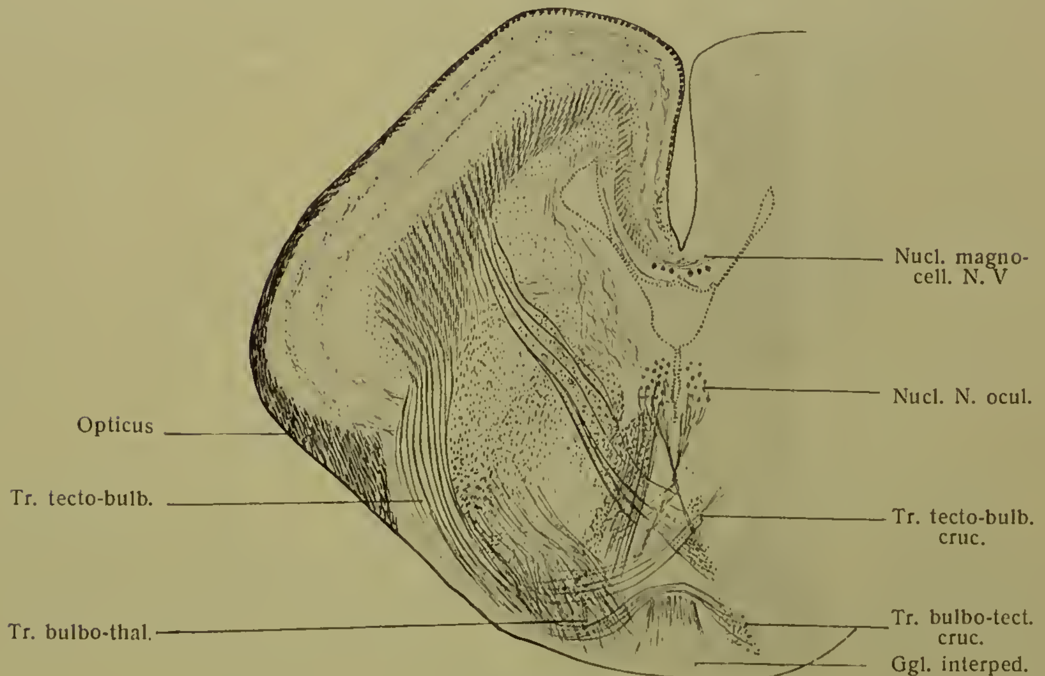


Fig. 153.

Frontalschnitt von Iguana tuberculata. Nucleus magnocellularis tecti. Einige Faserzüge aus dem Mittelhirndache (vereinfacht) gezeichnet. Sie sind faserreicher.

An dem Fig. 153 abgebildeten Schnitte von einer großen Eidechse sind zwar die Bezeichnungen für die einzelnen Bündel eingeschrieben, es soll

aber nicht verhehlt werden, daß sie zumeist nur nach Analogie bei Vögeln, wo Degenerationen, die Diagnose besser gestatten, gemacht sind. Denn es ist eigentlich unmöglich, am reifen Tiere in den Fasermassen, welche unterhalb des Mittelhirndaches erscheinen, immer zu sagen, was gerade auf-, was absteigende Bahn ist. Ganz sicher ist nur die Diagnose des medial kreuzenden Tractus tecto-bulbaris, in den anderen Strängen sind wohl auf- und absteigende Bahnen vertreten. Eher noch ist die Diagnose am caudalen Mittelhirnrande möglich, weil überall in der Tierreihe hier die bulbo-tectale Faserung ganz lateral aufwärts zum Mittelhirndache zieht. Deshalb lege ich hier noch einen Schnitt von einer Eidechse vor, auf dem auch der hintere Hügel, sowie die

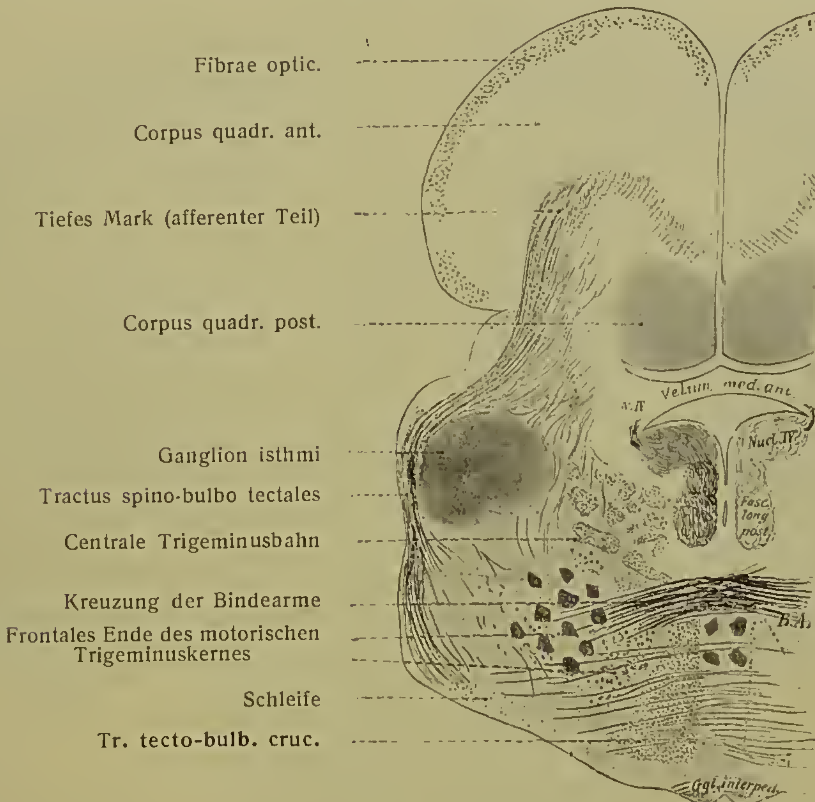


Fig. 154.

Frontalschnitt durch den caudalsten Abschnitt des Mittelhirnes. Eidechse, Lacerta.

später noch zu beschreibende Kreuzung der Bindearme oder Tractus cerebello-tegmentales mesencephali sichtbar ist.

In Fig. 155 lege ich, die Beschreibung des so complizierten Mittelhirndaches abschließend, ein Schema vor, welches die Verhältnisse bei einem Knochenfische wiedergibt. Ein solcher ist gewählt, weil diese Tiere weitaus die höchste Entwickelung aller im Tectum sonst gegebenen Verhältnisse zeigen. Man kann auf der linken Seite die zuleitenden Bahnen verfolgen, welche aus dem Rückenmarke und der Oblongata stammen, auch den speciell acustico-lateralen Teil, der nicht im Tectum, sondern im Ganglion mesencephali laterale endet, und sieht ebenda die Fasern zu den caudaleren Abschnitten entspringen, von denen ein Teil sofort kreuzend median bleibt, ein anderer nach

Kreuzung in der Hirnbasis an deren laterale Seite gerät, wo er mit den zuleitenden Bahnen zusammenläuft. Auch eine ganz an der Basis des Mittelhirnes verlaufende Commissura intertectalis, die mir mindestens für die Fische sehr wahrscheinlich ist, hat in das Schema Aufnahme gefunden.

Dieses sind die Fasersysteme des tiefen Mittelhirnmarkes aus und zu dem Tectumgrau.

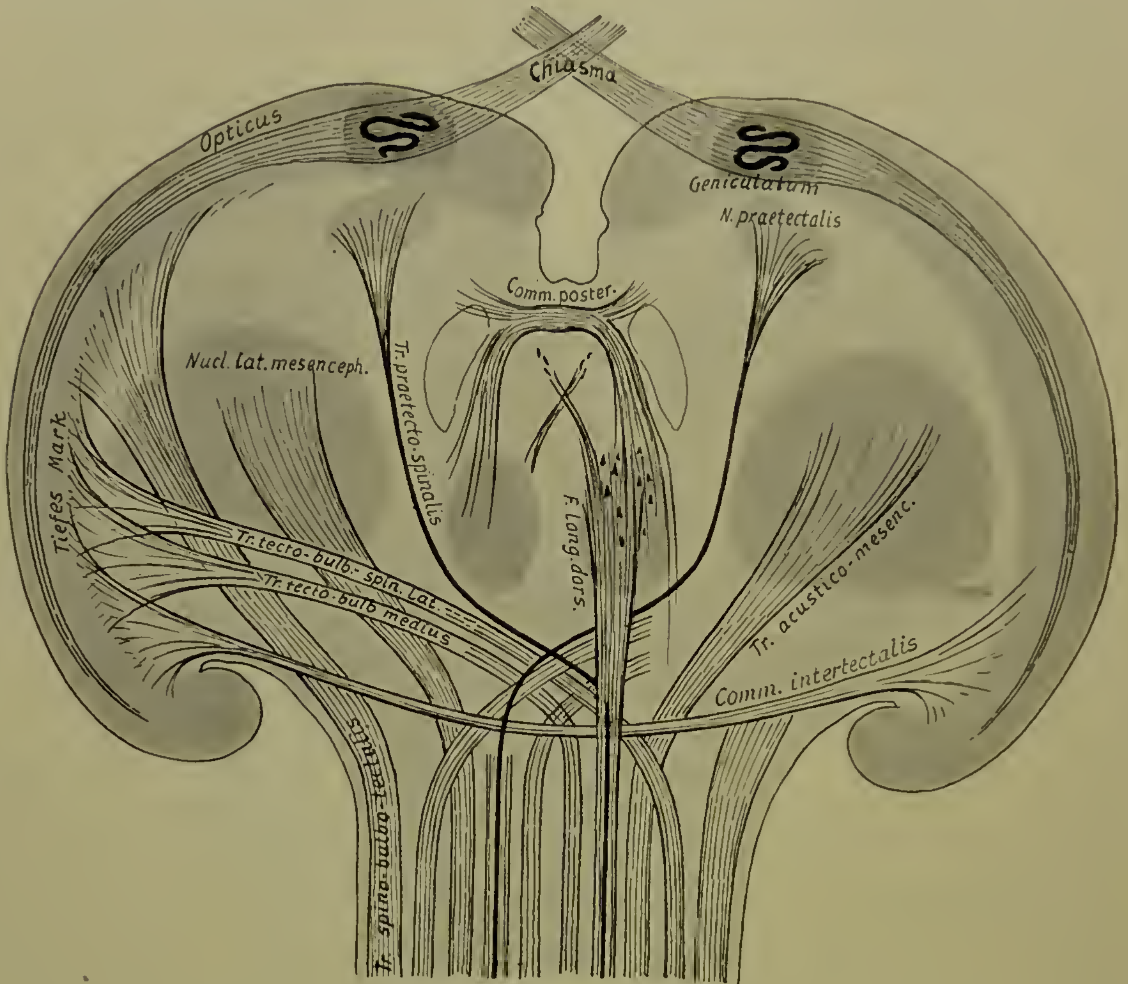


Fig. 155.

Schema der Zusammensetzung und der Faserbeziehungen des Mittelhirndaches bei Fischen, wo es am mächtigsten entwickelt ist.

Zu ihnen kommt als gleich mächtiges System dasjenige des Opticus.

Das Mittelhirndach ist ein Kugelabschnitt. An diesen tritt nun von unten außen her, aus dem Chiasma kommend, der Opticus heran und umgreift die ganze Masse mit mannigfaltigen Zügen. Die Mehrzahl derselben gerät auf die Oberfläche; gleich wie die Finger einer leicht gekrümmten Hand umfassen sie die Kugelschale, aber eine kleinere Anzahl von Bündeln, namentlich solche, welche für caudaler liegende Dachabschnitte bestimmt sind, tritt dicht vor dem Mittelhirn-

dache in die Tiefe und sucht ihren Endpunkt zu erreichen, indem sie die Basis des Mittelhirndaches durchbricht, also gewissermaßen unter demselben einherzieht. Namentlich einige mediale und einige laterale Opticuswurzeln gehen diesen Weg. Fig. 157.

Man hat diese einzelnen Bündel als verschiedene „Wurzeln" beschrieben, als eine laterale, eine mediale etc., aber es hat wenig Zweck, solche Unterscheidungen zu machen, da eben doch alle, wenn auch auf verschiedenen Wegen dem gleichen Ende zuziehen.

Der Sehnerv ist bekanntlich eine Ausstülpung des Zwischenhirnbodens, die augenwärts wächst. Aus dem frontalen Ende des Säckchens bildet sich die Retina. Bei vielen Fischen und Amphibien bleibt zeitlebens der augenwärts gerichtete Ventrikelfortsatz als verödeter ependymumgebener Strang, ja gelegentlich als wirklicher Hohlraum im Inneren des Nerven erhalten. Die Sehnervenfasern überziehen und verdrängen

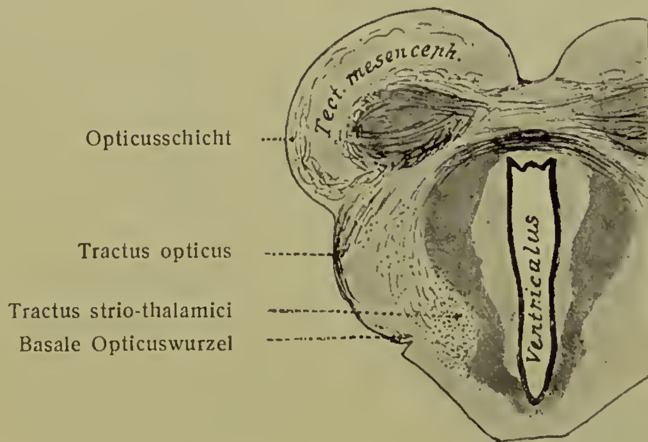


Fig. 156.
Frontalschnitt durch das Mittelhirn der Kröte, Bufo cin.

später den Blasenstil. Sie stammen fast alle aus den großen Ganglienzellen der Retina. Deshalb haben Tiere mit verkümmerten Augen — Myxine, Proteus — je nach dem erhaltenen Augenrest nur noch wenige Opticusfasern. Bei älteren Myxineexemplaren erreichen solche aus dem Auge kommend eben noch die Hirnbasis, dann aber gehen sie der Verfolgung verloren, bei Proteus erreichen sie nicht einmal die Basis.

Die Retina selbst darf als ein System von über einander gebauten Neuronen angesehen werden, die teils direct, wie eben angegeben, zum Opticus in Beziehung stehen, teils sich an andere Zellen, in zweiter, in dritter und vierter Categorie den Reiz fortpflanzend, anlegen. Dazwischen liegen dann viele Zellen, die nach der Ausbreitung ihrer Ausläufer offenbar Einzelteile der Netzhaut unter sich verknüpfen. Ich verweise Sie für diese sehr interessanten Dinge, die hier nicht genauer dargestellt werden können, auf die prächtige Monographie S. Ramon y Cajals über die Netzhaut, von der eine deutsche Übersetzung durch Greef vorliegt.

Aus dem Bulbus treten die Sehnerven in die Schädelhöhle. Das sind bei den Fischen, deren Augen oft viel größer als die menschlichen sind, auch bei den Vögeln, ganz enorme Bündel, die, wenn sie einmal in das Gehirn eintreten und dort auseinanderfahren, das ganze Structurbild beherrschen. An der Schädelbasis kreuzen sie — Chiasma — dicht vor dem Hypothalamus, bei den allermeisten Tieren vollständig, aber bei der Mehrzahl der Säuger nur zum Teil. Wie viele Fasern total kreuzen, das hängt wohl mit der Stellung der Augen zusammen, die bei absolut lateraler Lage, wie bei den Fischen, Reptilien usw., keinen einzigen Teil des Gesichtsfeldes gemeinsam haben, während sie bei der Stellung, die wir bei den Affen und dem Menschen kennen, nur in den lateralen Abschnitten ganz getrennte Teile der Außenwelt abbilden, die Bilder der medialen Abschnitte sich aber zum Teil decken. So erklärt es sich, daß sorgfältige Untersuchungen über das Chiasma zu sehr widersprechenden Resultaten über die Kreuzung geführt haben, je nachdem man an dem einen oder dem anderen Tiere untersuchte. Vielleicht sind sogar für einzelne Individuen der gleichen Art die Verhältnisse wechselnd. Ganz sicher ist die partielle Kreuzung bisher nur für die Säuger, besonders für den Menschen, wo Degenerationen im Sehnerven nach Verlust der Augen mit den Sehfeldbildern verglichen werden konnten, die während des Lebens aufgenommen worden waren.

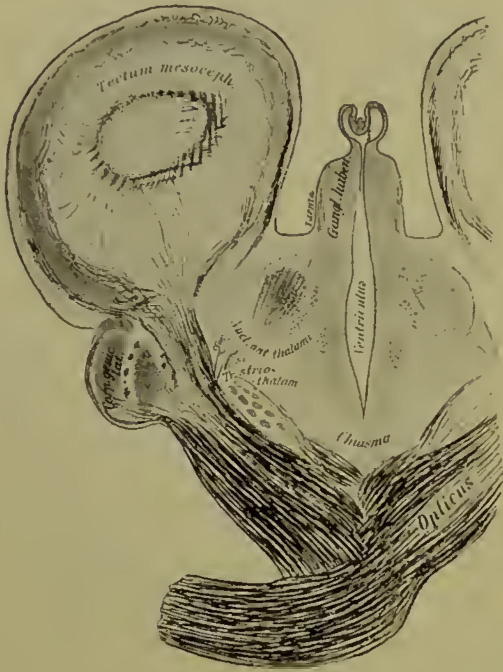


Fig. 157.
Frontalschnitt von Rhodeus amarus, durch die Gegend des Chiasma. Man sieht den Opticus die frontale Seite des Tectum mesencephali überziehen. Die Hirnteile in der Mitte gehören dem Zwischenhirne an.

Die Kreuzung ist selten ganz einfach. Es durchflechten sich immer die Bündel mehr oder weniger, ja bei einigen Fischen tritt ein Nerv durch eine mächtige Spalte des anderen hindurch. Fig. 204.

Vom Chiasma aus aber ziehen die nunmehr geeinten Bündel immer rückwärts und aufwärts, Fig. 157, überziehen den Thalamus, Fig. 166, 169 und 86, geben dabei viele ihrer Fasercollateralen in das Geniculatum laterale ab, das an dessen Außenseite liegt und enden schließlich im Mittelhirndache. Vergl. Fig. 162 und 159. Es ist nun von besonderem Interesse, daß die Mittelhirnendigung zwar bei den niederen Tieren die Hauptendigung bleibt, daß aber bei den Säugern in zunehmendem Maße das Geniculatum wichtiger wird.

Wahrscheinlich beruht das darauf, daß in ihm gerade die Großhirnfasern für den Sehakt enden und in dem Maße wie das Rindensehen wichtiger wird, schwindet die Mittelhirnendigung zugunsten der thalamischen. Beim Menschen ist die erstere kaum noch nachweisbar.

Bei Myxine ist die graue Schicht des Mittelhirndaches ohne deutliche Unterbrechung frontalwärts über den Thalamus fortgesetzt, Geniculatum und Mittelhirngrau sind eine Masse. Da aber den reifen Exemplaren der Opticus fehlt, sind die Functionen dieser einheitlichen Masse nicht sicher zu stellen. Da kommt es nun sehr gelegen, daß bei Petromyzon, das einen sehr gut ausgebildeten Opticus hat, ähnliches zu sehen ist. Hier nun erkennt man, daß weitaus die Mehrzahl aller Sehnervenfasern zu den caudalen Abschnitten der grauen Platte eben zum Mittelhirndache ziehen, daß im Geniculatum laterale wenige oder keine enden.

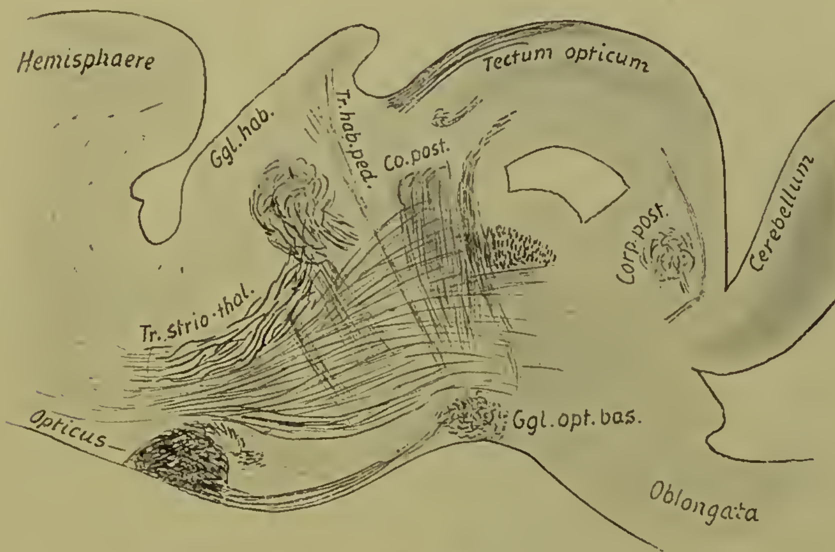


Fig. 158.

Sagittalschnitt durch ein Gehirn von Emys lutaria. Die basale Opticuswurzel.

Man kann auch morphologisch sehr gut die Entwickelung des Geniculatum laterale verfolgen. Bei den Selachiern und Teleostiern besteht es aus mehreren Anhäufungen grauer Substanz direct unter und in dem Opticus, da, wo er das Zwischenhirn überzieht. Bei den Reptilien und den Vögeln aber bildet es eine mächtige flache, nach innen leicht gehöhlte Platte, die überall dem Thalamus innig anliegt und in die außen, von dem überziehenden Sehnerven her, zahllose Faserbüschel eindringen. Sie treffen da auf mehrere Reihen von Ganglienzellen, deren Axencylinder medialwärts gerichtet an der thalamischen Seite des Geniculatum laterale einen Faserzug bilden, der dann in der Richtung zum Mittelhirne verläuft. Dieser Stilus corporis geniculati endet im Tectum opticum. Die Fische haben ihn auch, aber relativ klein. Vergl. Fig. 202, 203.

Nicht alle Opticusfasern enden im Geniculatum und Mittelhirndache. Der Sehnerv enthält noch zwei Bündel, welche aus anderen

Hirnteilen stammend in der Retina enden. Zunächst entströmt dem Ganglion isthmi ein Faserzug, der dicht neben der medianen Sagittalrinne des Tectum vorwärts verläuft, in die medialsten Bündel des Tractus gerät und dann nach Kreuzung um die Ganglienzellen der Retina aufsplittert, der Tractus isthmo-opticus, Fig. 164, 214.

Ein zweiter Zug zur Retina stammt aus den großen Zellen des Ganglion opticum basale (ektomammillare), Fig. 158, 159, 204. Dieser Körper liegt nur bei Amphibien und besonders bei Reptilien ganz frei an der Medialseite des Tractus opticus, lateral vom Corpus mammilare. Bei den Selachiern und den Teleostiern (Fig. 200) ist er klein und liegt etwas weiter frontal, da, wo die Arme des

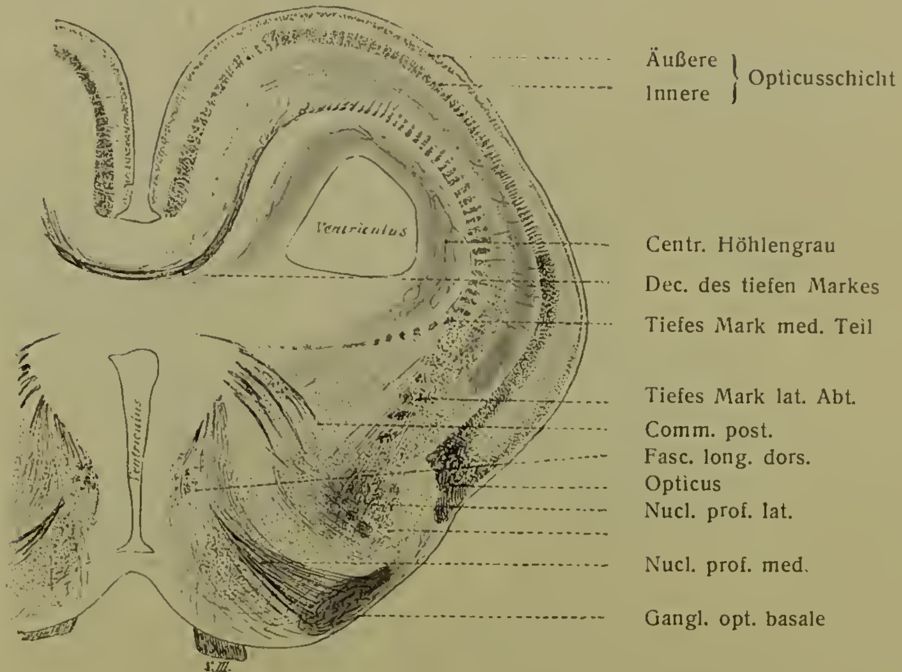


Fig. 159.
Schnitt durch das Mittelhirn von Lacerta. Ganglion opticum basale.

Tractus die Seitenwand des Hypothalamus umfangen, fest zwischen deren Fasern geklemmt. Die zu ihm gelangende Opticusbahn entartet nach Exstirpation des gekreuzten Auges bei Tauben. Sie ist die medialste Faserung des Sehnerven. Über das Homologon dieser Sehnervenwurzel bei Säugern s. Bd. 1.

In das Ganglion ektomammillare sieht man — am deutlichsten bei Reptilien Fig. 159 einen Faserzug aus der Mittelhirnhaube treten, dessen weiteres Verhalten unbekannt ist.

Im Mittelhirndache sowohl wie im Geniculatum laterale endet die Mehrzahl der Opticusfasern mit freien Aufsplitterungen, wie das Fig. 128 und 131 gut zu sehen ist. Die Opticusschicht bildet auf den zahlreichen in dem vorigen und der heutigen Vorlesung demonstrierten Schnitten immer die peripherste Schicht des Tectum opticum. Ihre

Fasern treten in räumlich sehr nahe Beziehungen zu den Zellen, aus welchen das tiefe Mark stammt. Nicht nur tauchen die Dendriten der Zellen, aus welchen jene Züge zu den sensiblen Kernen des Nachhirnes und des Rückenmarkes stammen, mitten in die Opticusfaserung ein, sondern es erheben sich auch aus der sensiblen Faserung Züge von Axencylindern in die Opticusschicht.

Auf die physiologische Bedeutung dieser nahen Beziehungen der sensiblen centralen Bahnen zu den optischen Bahnen ist bisher verhältnismäßig noch wenig Gewicht gelegt worden. Doch kennen wir schon Phänomene, welche durch sie erst ihre Erklärung finden. So z. B. die merkwürdige Verkürzung der Netzhautzapfen und Stäbchen, wenn bei verdeckten Augen die Haut besonnt wird — Engelmann, van Genderen Stort. — Wenn ich oben das Mittelhirndach als ein großes Associationscentrum für sensible Eindrücke bezeichnet habe, so lag dem die Erkenntnis zugrunde, daß hier so überaus wichtige Bahnen in directem Contacte stehen. Die schweren Motilitätsstörungen, die Zwangsbewegungen, welche nach Verlust des Mittelhirndaches eintreten, die schweren Störungen in dem Gesamtverhalten der Tiere, die dieser Eingriff nach sich zieht, Störungen, die viel gewaltiger sind, als die nach Verletzung des Großhirnes oder des Thalamus, finden wohl in anatomischen Anordnungen, wie ich sie hier schilderte, ihre Erklärung.

Verbindungen des Mittelhirndaches.

Die bisher aufgezählten Faserzüge bilden den Eigenapparat des Mittelhirndaches, denjenigen, welcher überall wiederkehrt und mit geringen Modificationen von den Fischen bis zum Menschen zu finden ist. Mit ihm treten nun aber noch andere Faserbahnen in Verbindung, die bei den einzelnen Klassen wechselnd, Beziehungen mit dem Kleinhirne, dem Zwischen- und dem Vorderhirne herstellen.

Das Kleinhirn ist durch einen sehr constanten Zug mit dem Mittelhirndache, Tectum, verbunden — Tractus tecto-cerebellaris Bei Vögeln entartet er nach Anstechen des Tectum kleinhirnwärts. Die mächtigen Züge, welche bei den Knochenfischen die Mittelhirnbasis durchmessen, um wesentlich frontal in das Tectum einzutauchen, sind S. 146 geschildert.

Aus dem Ganglion isthmi fließt dem Tectum, zunächst bei Vögeln nachgewiesen, der Tractus isthmo-tectalis zu. Er endet also in dem gleichen Centralapparate, in welchem der Sehnerv endet. Da nun aus dem Ganglion isthmi, wie wir gesehen, auch eine Bahn direkt zur Retina entspringt, so liegt die Möglichkeit vor, daß wie Wallenberg annimmt, hier die beiden Schenkel eines Reflexbogens gegeben sind, der vielleicht die Empfindlichkeit der Retina für Sehreize reguliert.

Eine besonders mächtige Verbindung besteht zwischen Tectum und Thalamus. Bei Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln ist sie bereits gefunden, bei den letzteren auch zur Entartung gebracht.

Das Bündel stammt aus dem Tectum, sammelt sich — bei Teleostiern und Vögeln sicher — an dessen Basis als medialster Zug an und legt sich dann zunächst an die Innenseite des Tractus opticus. Ehe dieser zum Chiasma herabtritt, verläßt es ihn, um in einen Thalamuskern einzutreten. Dieser Tractus tecto-thalamicus ist auf Schnitten, welche die frontalsten Mittelhirnebenen treffen, leicht an der Medialseite des Opticus zu erkennen. Fig. 164, 208.

Mit dem Vorderhirn existieren zwei Verbindungen, die für Vögel sicher, auch degenerativ nachgewiesen, für Reptilien nur sehr wahrscheinlich sind. Die folgende Beschreibung stützt sich auf das bei den Vögeln Gefundene.

Aus dem an der sagittalen Scheidewand der Hemisphären herabziehenden Tractus septo-mesencephalicus bildet sich jederseits ein dorsaler und ein ventraler Abschnitt. Der dorsale verliert sich in Thalamusganglien und im rostralen Abschnitte des tectalen Graues ziemlich medial. Der ventrale passiert nur die Mittelhirnbasis, doch ist es wahrscheinlich, daß er, wir werden das später zu besprechen haben, einige Fasern dort abgibt (Fig. 262, 257).

Dann existiert eine Vorderhirnverbindung sehr complexer Natur. Aus dem Corpus striatum und aus der occipito-temporalen Rinde des Vorderhirnes sammeln sich Fasern zu einem Zuge, der rückwärts zieht und, soweit Degenerationsbilder reichen, in dem subtectalen Grau zu enden scheint. Doch sprechen alle Faserfärbungen dafür, daß die Züge, wahrscheinlich marklos geworden, von da in das Tectum selbst gelangen. Dieser Zug ist bei Vögeln am stärksten entwickelt, doch scheint er auch bei Amphibien und Reptilien da zu sein, während ich ihn bei Fischen noch vermisse. Man nennt ihn trotz seines mannigfachen Ursprunges doch am besten Tractus occipito-mesencephalicus, weil es nur occipitale Hirnteile sind, aus denen er entspringt. In diesem Faserzuge sehe ich die Unterlage für das psychische Sehen der Vögel. Er wird später noch genauer zu besprechen sein.

Das ist das Wesentliche, was wir über das Mittelhirndach wissen.

Der ungeheure hier angeordnete Eigenapparat steht also mit allen übrigen Hirnteilen in Verbindung und nimmt aus den Endstätten der receptorischen Nerven, auch aus der Retina Bahnen auf, die alle kurz nach ihrem Ursprunge kreuzen und dann mittelhirnwärts ziehen. Er sendet Faserzüge aus, welche in der Oblongata und im Rückenmarke zu den motorischen Apparaten in Beziehung treten, besonders starke in den motorischen Apparat für das Auge und in den für die Kaumuskulatur.

Der Basalabschnitt des Mittelhirnes.

Die wenigen Gangliengruppen des Eigenapparates, welche in der Basis liegen, sind bereits erwähnt. Im Wesentlichen ist die Mittelhirn-

basis nur Durchgangsort für die Züge aus dem Dache zu frontalen und caudalen Regionen, für die Faserung, die aus caudalen Gegenden zum Thalamus und für diejenige, welche aus dem Vorderhirn weiter hinabzieht, Dazu kommen noch die zum Teil mächtigen Fasermassen, welche von dorsal her, aus dem Kleinhirne ventral zu dem Hypothalamus und zu dem Nucleus motorius tegmenti mesencephalici — Nucleus ruber — ziehen. Nahe der Medianlinie wird die Mittelhirnbasis bei allen Vertebraten von dem Tractus habenulo-peduncularis durchmessen (Fig. 190), der in dem ihr ventral anliegenden Corpus interpedunculare endet. Von dorsal nach ventral treten durch sie die Wurzelfasern des Oculomotorius hindurch.

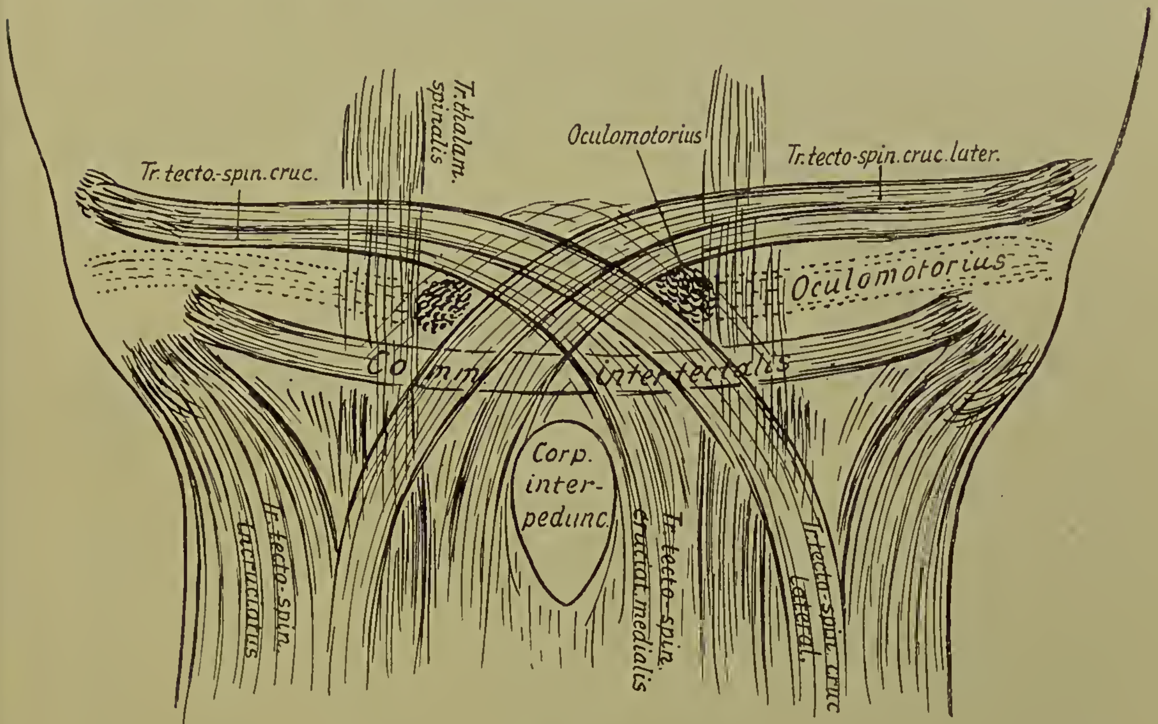


Fig. 160.
Horizontalschnitt durch die Commissura ansulata an der Mittelhirnbasis (Barbus?). Zeigt die Tractus tecto-spinales und die Commissur.

Jeder Frontalschnitt durch das Mittelhirn — man vergleiche z. B. Fig. 154 — zeigt, daß die Haube beiderseits von den aus dem Dache abwärts ziehenden Bahnen umfaßt wird und daß zahlreiche dieser Züge in ihr und unter ihr, also an der Mittelhirnbasis kreuzen. Die mächtigsten Kreuzungen liegen im Niveau etwa der Oculomotoriuswurzeln.

Da bei den Vögeln viele Bahnen, besonders die aus dem Tectum sich besonders gut ausbildeten, so sei der Aufbau bei diesen als Paradigma gewählt. Man hat dabei noch den Vorteil, daß viele Züge degenerativ sicher gestellt sind, was ja mangels guter Methoden für die übrigen Klassen noch aussteht.

Ventral vom Aquaeductus liegt zunächst überall eine Schicht des centralen Höhlengrau und in diese sind medial die Kerne der Augen-

bewegungsnerven, lateral die Ganglia mesencephali lateralia eingebettet. Zahlreiche feine markhaltige Fasernetze liegen überall. Das Höhlengrau wird lateral umflossen von den aus dem Tectum herabtretenden und unterhalb der Oculomotoriuskerne kreuzenden Tractus tecto-bulbares mediales. Die Seiten der Mittelhirnbasis werden eingenommen von den zum Tectum hinaufführenden Bulbo- und spinalen Fasern. Bei den Knochenfischen und den Vögeln lagert sich das enorme Tectumdach selbst noch lateral über diese „Schleifenfaserung".

Der so dorsal und lateral abgegrenzte Raum ist an der Basis im wesentlichen durch den S. 176 geschilderten Kreuzungskomplex eingenommen, nur frontal, wo diese Systeme noch nicht zur Basis gelangt sind, geht er direkt in die Regio hypothalamica über, deren Grau die Basis abschließt. Der Raum, welcher nun medial von den genannten Zügen bleibt, derselbe, welcher von dorsal nach ventral von den Oculomotoriuswurzeln und von frontal nach ventro-caudal von



Fig. 161.

Sagittalschnitt durch das Gehirn eines 4 cm langen jungen Cyprinoiden, zeigt den Fasciculus longitudinalis dorsalis in seiner ganzen Länge.

den Tractus habenulo-pedunculares nahe der Sagittalebene durchmessen wird, enthält die langen Bahnen, welche das Mittelhirn erreichen oder passieren. Ungeheure Mengen von Faserquerschnitten erfüllen ihn deshalb und es ist schwer sie alle richtig zu deuten.

Das dorsalste Bündel der Basisfaserung ist der beiderseits von der Mittellinie direkt unter den Augenmuskelkernen liegende mächtigste Strang des Systems des Nucleus motorius tegmenti, der Fasciculus longitudinalis dorsalis,

Er ist uns schon in der Oblongata begegnet. Dieser Faserzug ist kein einheitliches Bündel, sondern ein langes zusammengesetztes System von Fasern, welches Bahnen aus der Thalamusgegend und dem Mittelhirn weit hinab bis zum Rückenmark führt und unterwegs nicht nur vielfach neue Zuzüge aufnimmt, sondern auch überall, besonders an die Kerne der Hirnnerven Collateralen abgibt. Außerdem enthält er (s. S. 115) aufsteigende Anteile aus der Oblongata.

Die frontalsten Züge stammen zweifellos kreuzend aus einem kleinen Kern am caudalen Ende der Thalamusbasis. Von da erheben sich die Bündelchen dorsalwärts, um ganz nahe der Medianlinie unter

dem centralen Grau am Boden des Aquaeductanfanges rückwärts zu biegen. Man sieht dann in der Höhe der Augenmuskelkerne das Bündel bedeutend zunehmen, wahrscheinlich weil bis hier herauf die Fasern aus den Deiterschen Kernen und solche aus dem Bereiche der Abducenskerne reichen (s. S. 114). In der Mittelhirnhöhe ist das System, das bis hinab in die Vorderstränge des Rückenmarkes reicht, schon mächtig entwickelt. Es muß überall vorhanden zu den Grundsystemen des Nervenapparates gehören.

Die ganze Gegend ventral und lateral vom dorsalen Längsbündel wird durchmessen von den Zügen, welche aus anderen Hirnteilen zum Mittelhirne gelangen oder zu noch weiter frontal liegenden Teilen gehend das Mittelhirn hier passieren. Wir werden sie nachher aufzuzählen suchen. Zwischen ihnen allen aber bleibt noch Raum für eine diffuse Menge großer multipolarer Zellen mit reichlichen Fasern um sie herum. Das ist der Nucleus motorius tegmenti mesencephali. Zwei Gruppen derselben, das Ganglion mesencephali profundum mediale und laterale sind bereits erwähnt. Hier scheinen — aber es fehlt noch an Degenerationsbeweisen — viele Fasern aus dem Tectum zu enden. Die mächtigen Ganglienzellen stehen in inniger Beziehung zum gekreuzten Kleinhirne. Gerade der mesencephale Abschnitt des Nucleus motorius tegmenti nimmt immer besonders viele Kleinhirnbahnen auf. Von diesen

Kleinhirnverbindungen der Mittelhirnhaube

giebt es zuächst eine bei Fischen mächtige, bei Vögeln eben angedeutete ungekreuzte. Lateral vom dorsalen Längsbündel strahlen ihre in Fig. 113, 116 abgebildeten Bündel in die dorsale Haube ein, wo sie frontalwärts bis in die Thalamusgegend verfolgt werden können. Dann existiert sehr regelmäßig, wohl bei allen Tieren, die ein Kleingehirn besitzen, eine kreuzende Verbindung zu einer größeren Zellansammlung im Bereiche des Nucleus motorius tegmenti, dicht vor den Oculomotoriuswurzeln, dem Nucleus ruber. Bei Teleostiern, Ganoiden und Selachiern hebt er sich kaum von den zertreuten Zellen ab, auch bei den Amphibien und Reptilien ist er noch klein, erst bei den Säugern, wo er fast alle Fasern aus dem Kleinhirne aufnimmt, wo also die ungekreuzte Verbindung minimal ist, wird er zu einem ansehnlichen Kerne. Die Gesamtheit heißt von alters her Bindearm. Die aus dem Kleinhirn etwas lateral an die Mittelhirnbasis tretenden Faserzüge wenden sich zuerst medialwärts, kreuzen und enden in der Gegend vor den Oculomotoriuswurzeln zum größten Teile. Fig. 162, 163.

Bei den Teleostiern sind die Anteile zum Hypothalamus mächtige Bündel, welche aus dem Kleinhirne in die Lobi hypothalami hinabziehen, dabei die ganze Dicke der Mittelhirnbasis durchmessend. Tractus cerebello-hypothalamici. Fig. 107, 116.

Aus dem Nucleus tegmenti mesencephali — Nucleus ruber der Säuger — entspringt bei den Säugern ein sofort kreuzendes Bündel zu motorischen

Apparaten des Rückenmarkes. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es auch bei den niederen Vertebraten vorhanden ist, denn mindestens bei Vögeln erzeugt Durchschneidung der Mittelhirnbasis von hier bis in das Rückenmark abwärts ziehende Degenerationen und bei Fischen, sieht man in der Mittelhirnbasis sehr viele von unten kommende Bahnen verschwinden. Bei Petromyzon kreuzt dicht vor den Oculomotorii auch die starkfaserige Bahn, die dem S. 111 als Ganglion isthmi vorläufig bezeichneten Ganglion entstammt, um im basalen Mittel- und Zwischenhirne aufzusplittern. S. Fig. 110.

Die Bindearmkreuzung liegt frontal und dorsal von den Zügen, die aus dem Mittelhirndache an der Hirnbasis kreuzen. Auf dem in Fig. 165 abgebildeten Horizontalschnitt sind Teile beider Systeme ge-



Fig. 162.

Sagittalschnitt durch ein Eidechsengehirn, lateral von Fig. 134. Zur Demonstration der Kleinhirnverbindung. Der gleiche Schnitt zeigt gut die verschiedenen Opticusendzüge und den Verlauf der Fasern aus dem tiefen Mark in die Schleife — Tractus tecto-bulbares et spinales.

troffen. Er gibt deshalb einen guten Überblick über die Kreuzungen in der Mittelhirnbasis.

Die anderen Längszüge der Mittelhirnbasis studieren wir am besten an Hand der in Fig. 164 abgebildeten, aus zahlreichen Degenerationspräparaten combinierten Zeichnung eines Schnittes vom Vogelmittelhirn. Sie gibt Gelegenheit auch früher schon Mitgeteiltes noch einmal topographisch zu zeigen.

Zunächst sind einige bisher noch nicht abgebildete Dachverbindungen angegeben. Ganz dorsal und medial der Anteil des Opticus aus dem Ganglion isthmi und die aus dem Septum medianum proencephali stammende Faserung. Ventral liegt dem Opticus seine basale Wurzel an und neben ihm ist die Faserung aus dem Tectum zum Thalamus eingezeichnet.

Die eigentliche Haubenregion enthält dorsal des Ganglion mesencephali laterale, in dem aus dem Octavus- und dem Trigeminusendgebiete stammende Fasern enden. Medial von ihm zieht die aus dem Occipitalhirn stammende Faserung zum Mittelhirn und ihr liegt,

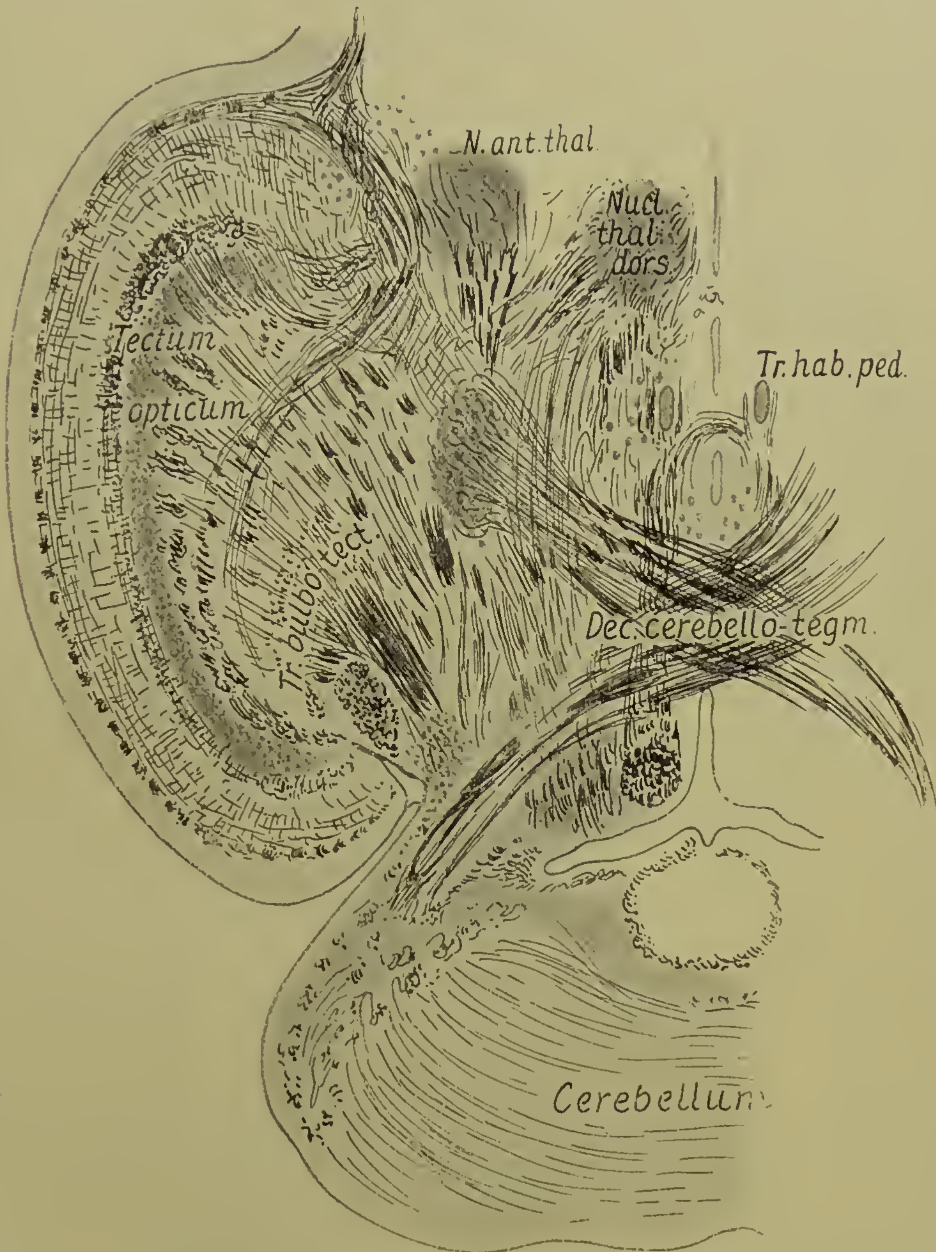


Fig. 163.

Horizontalschnitt durch das Gehirn von Barbus.
Zeigt die Kreuzung der Tractus cerebello-tegmentales und ihr Ende in den Haubenkernen.

als Tr. strio-mesencephalicus ventr. bezeichnet, die übrige Faserung aus dem Vorderhirn an. Nahe der Basis liegt, ziemlich als deren ventralstes Bündel, ein bisher bei Amphibien, Fischen und Reptilien nur anatomisch, bei Vögeln aber durch künstliche Entartung untersuchter Fasercomplex, der die Basis nur durchzieht, der Fasci-

culus lateralis basalis. Das ist bei Vögeln ein ungemein wichtiger Complex. Er enthält zunächst Fasern ganz aus dem Stirnpole des Gehirnes, die degenerativ bis in caudale Ebenen der Oblongata verfolgt sind und neben ihnen solche gleichen Verlaufes, die aber entarten, wenn der Bulbus etwa in Trigeminushöhe verletzt wird. Sie enden im Stirnpole. Da Reizungen dort — Kalischer — Schnabelbewegungen veranlassen, so ist es wahrscheinlich, daß wir in diesem doppelläufigen Faserbündel die centrale Bahn des Oralsinnes vor uns haben. Das erklärt dann auch, daß an gleicher Stelle bei

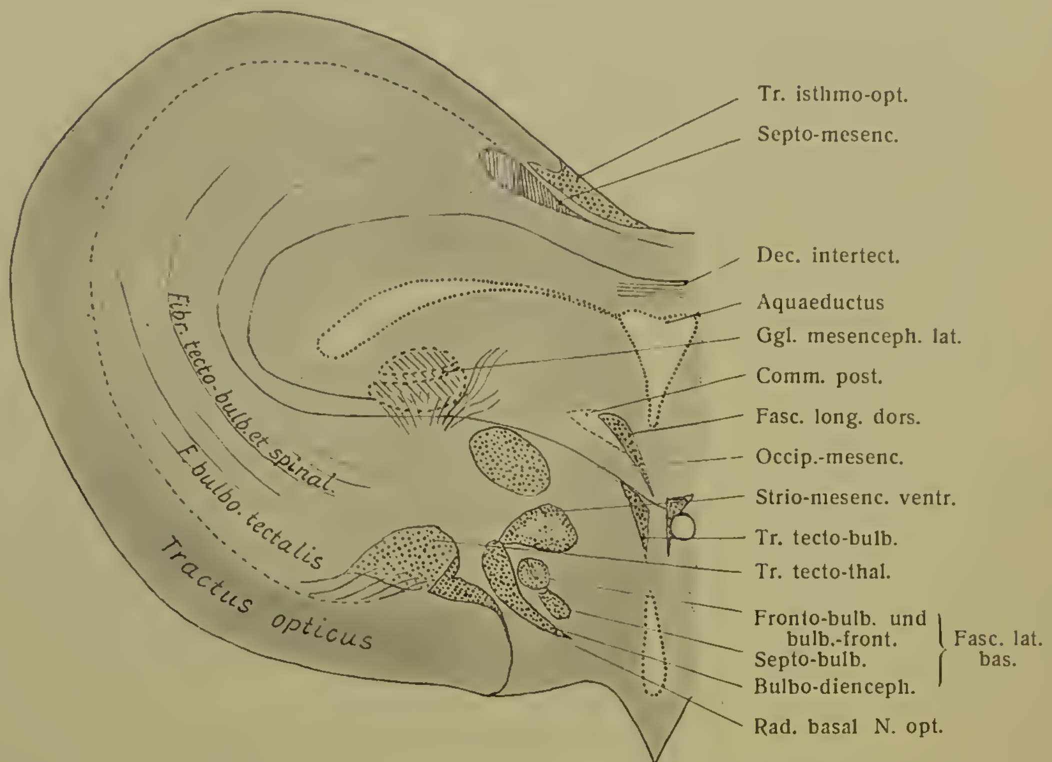


Fig. 164.
Querschnitt durch das Mittelhirn der Taube. Die degenerativ festgelegten Faserzüge.

allen anderen Vertebraten ein Längsbündel liegt. Bei Vögeln besteht es also aus einem Tractus fronto-bulbaris und einem Tractus bulbo-frontalis. Ventral grenzt an die genannten Teilabschnitte ein nur bei Vögeln nachgewiesener Zug aus dem Septum proencephali, der S. 184 erwähnte Tractus septo-mesencephalicus-bulbaris-spinalis. Es ist der ventrale Abschnitt der Faserung, welche auch das Tectum ganz dorsal erreicht.

Da, wo bei Vögeln diese Züge liegen, findet man bei den Reptilien auch eine Reihe feiner Querschnitte; es ist wahrscheinlich, daß sie zu dem gleichen Complex gehören. Bei Chelone midas, deren Gehirn etwa die Größe eines großen Rattengehirnes hat, sehe ich ein mächtiges, markloses Bündel aus den frontalsten Hirnregionen durch die Zwischen- und Mittelhirnbasis bis in die Oblongata ziehen. Es liegt, in Figur 144 durch die es umwindenden markhaltigen Fasern deutlich, ganz ventral an der Mittelhirn-

basis und ist da viel breiter als die erwähnten Faserzüge bei Vögeln. Man kann das Bündel zunächst Tractus olfacto-bulbaris nennen. Doch scheint es im Infundibulum und im Mesencephalon Anteile zu lassen, es wäre also eine Verbindung des Lobus parolfactorius mit mehreren caudaler liegenden Centren, gewiß etwas Wichtiges, wenn man an die Rolle denkt, die bei dem Tiere der mächtig entwickelte Riech- und Oralapparat spielen muß.

Die Verbindungen caudaler Abschnitte mit dem Thalamus passieren natürlich die Mittelhirnbasis.

Absolut regelmäßig von Myxine ab findet man den später näher zu beschreibenden Tractus aus dem Ganglion habenulae des Epithalamus zu dem Corpus interpedunculare. Er liegt von oben vorn nach hinten unten durch die ganze Sagittalebene abwärts ziehend, immer beiderseits nahe der Mittellinie und um so ventraler je weiter caudal man einen Schnitt anlegt. Dieser Tractus habenulo-peduncularis besteht aus Nervenbahnen, die außer bei Petromyzon und Myxine fast durchweg markhaltig sind (Fig. 189).

Lateral von ihm ziehen ziemlich in den Seitenteilen der Mittelhirnbasis Fasern aus der Gegend des caudalsten Tectumabschnittes zur Gegend frontal am Hypothalamus. Über dem Chiasma überqueren diese Züge der Decussatio supraoptica ventralis-Commissura transversa Autt. die Mittellinie.

Ganz an der Basis und dicht beiderseits von der Mittellinie findet man die immer ziemlich dicken Züge der Tractus mamillo-bulbares aus der Oblongata zu dem Corpus mamillare des Hypothalamus.

Die Bahnen aus dem Rückenmark an der Oblongata hinauf zum Zwischenhirn müssen natürlich die Mittelhirnbasis auch passieren. Auf Fig. 164 sind sie nicht eingezeichnet, weil es noch nicht gelungen ist, sie bei Vögeln zur Degeneration zu bringen. Anatomisch aber lassen sich diese Tractus spino-et bulbo thalamici immer in die Gegend dorso-lateral von dem Funiculus lateralis basalis verfolgen. Ein aus ihnen zum Hypothalamus kreuzender Zug ist bei Vögeln beobachtet.

Der Aufbau des Mittelhirnes ist, soweit er bisher geschildert ist, überall derselbe. Nur kann man beobachten, daß namentlich der aus dem Hirndache abwärts ziehende Teil der Faserung, die Schleifen und der Opticus also, bei vielen niederen Fischen und Vögeln sehr viel mächtiger entwickelt sind, als bei den Säugern. Bei den letzteren hat also eine relative Rückbildung stattgefunden.

Aber es hat an anderer Stelle auch wieder eine Zunahme des Mittelhirnvolums eingesetzt. Freilich nicht bedingt durch den Mittelhirnmechanismus selbst, der bleibt immer der gleiche, sondern durch vorbeiziehende Bahnen. Bei den Säugern entstammen dem Vorderhirne mächtige Strahlungen zur Brücke und zum Rückenmarke. Diese finden zum Verlaufe in dem geschilderten Apparate keinen Raum mehr. Sie ziehen ventral von ihm dahin. So entsteht hier eine neue, ganz

außen ventral liegende Schicht, die Faserung des Hirnschenkelfußes. Dann nennt man das, was dorsal von ihr liegt, die Haubenfaserung. Alle niederen Vertebraten haben nur die Haubenfaserung, der Fuß ist ein novum additum, das erst sehr spät in der Tierreihe erscheint.

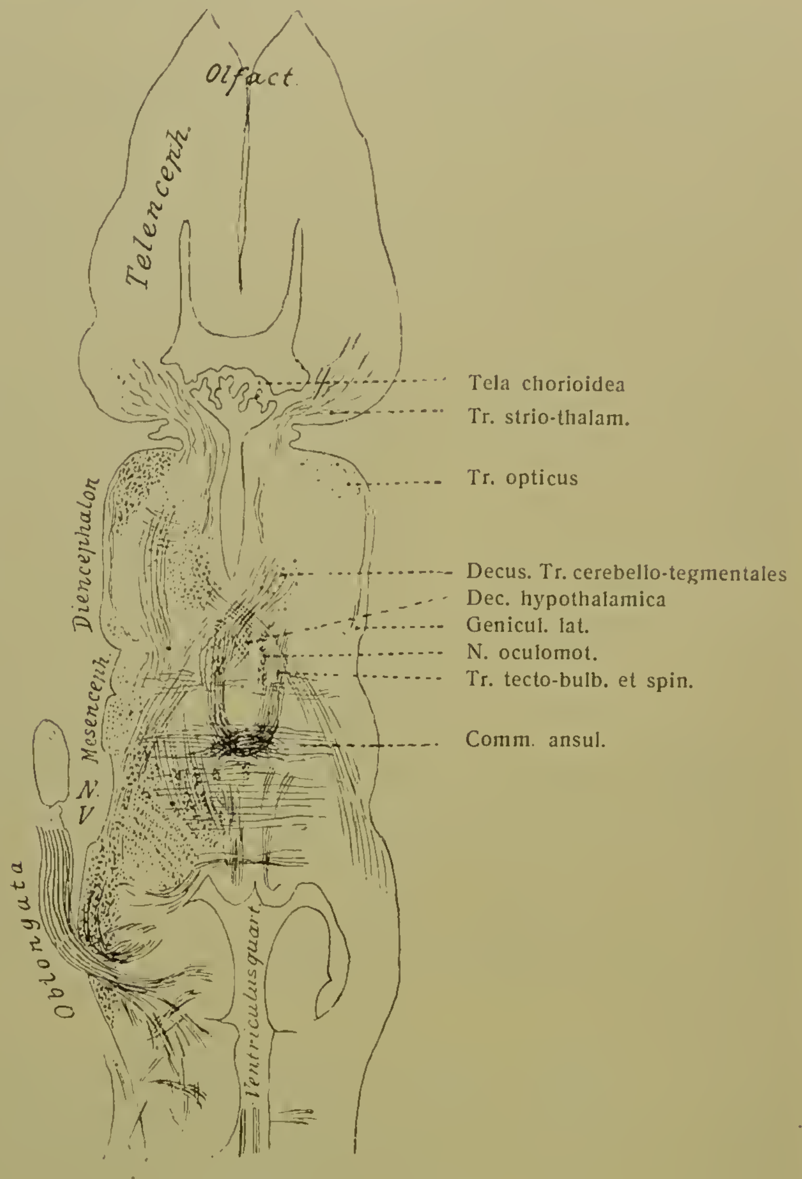


Fig. 165.

Horizontalschnitt durch das ganze Gehirn eines Haies, Scyllium canicula. Zur Demonstration der Kreuzungen am Boden des Mittelhirnes.

So bietet auch die Betrachtung des Mittelhirnes wieder ein gutes Beispiel dafür, daß keineswegs in der Tierreihe etwas stattfindet, das man eine durchgehend fortschreitende Entwickelung des Gehirnes nennen könnte. Es constituiert sich allmählich ein bestimmter Mechanismus, der kräftiger oder schwächer sich ausbilden, bei sehr hochstehenden Gehirnen z. B. recht schwach angelegt sein kann, und

diesem Mechanismus gesellen sich hier und da neue Bahnen hinzu, welche von Hirnteilen herkommen, die gerade bei der einen oder anderen Art besser ausgebildet oder auch neu angelegt sind.

Der mächtige Eigenapparat des Mittelhirnes, der in sich durch Commissuren und durch die allermannigfachsten Beziehungen der Zellen in den einzelnen Schichten geschlossen ist, und der mit anderen Hirnteilen durch immerhin beträchtliche Bahnen in Verbindung steht, hat zweifellos eine hohe physiologische Bedeutung. Aber unsere Beobachtungsgabe ist noch nicht genügend geschärft, sie zu erkennen. Wenigstens haben die Abtragungen des Daches, welches ja den Eigenapparat enthält, außer der natürlich — Opticusursprung — eintretenden Sehstörung — weder bei Selachiern, noch bei Fröschen, noch bei Schildkröten, auch nicht bei Vögeln irgend welche constante unter sich vergleichbare Störungen in den Bewegungen erkennen lassen. Allerdings haben die Experimentatoren auch mit einer souveränen Nichtachtung der Anatomie gearbeitet.

Vierzehnte Vorlesung.

Das Zwischenhirn.

Meine Herren! Der anatomische Apparat, den wir nun kennen gelernt haben, ist so beschaffen, daß er im wesentlichen als in sich geschlossen angesehen werden kann. Nur ganz wenige Züge gehen aus den bisher geschilderten Centren frontalwärts und auch aus weiter nach vorn gelegenen Hirngebieten treten, wenigstens bei den niederen Vertebraten, nur vereinzelte schwache Bahnen in die Ganglien, welche im Mittel- und Nachhirne oder in die Centren, welche im Rückenmarke liegen. Dementsprechend zeigen denn auch Fische, Amphibien und Reptilien, denen man vor der Commissura posterior alle Hirnteile abgetrennt hat, nie so deutliche Störungen, wie sie eintreten, wenn man etwa die Oblongata oder das Rückenmark lädiert.

Wir wissen über die physiologische Bedeutung der Teile, welche zwischen dem Mittelhirne und dem Vorderhirn liegen, der Teile des Diencephalon also, so gut wie garnichts und anatomisch stehen wir hier erst im Beginne ordnender Erkenntnis.

Zweifellos aber handelt es sich bei dem Zwischenhirn aber doch um ein wichtiges Hirngebiet. Denn von Petromyzon hinauf bis zu den Säugern trifft man, wie schwach auch der eine oder der andere Hirnteil da und dort ausgebildet sein mag, immer an gleicher Stelle vor dem Mittelhirne den Zwischenhirnkörper. Er ist bei der Betrachtung des Gehirnes von außen kaum je gut sichtbar, denn wenn auch hier und da keine Bedeckung durch die Hemisphären stattfindet, so ragt doch oft das Mittelhirndach über ihn hinweg, und vor allem wird er

an den Seitenteilen teilweise bedeckt durch die mächtige Opticusstrahlung, welche hier vom Mittelhirndache zum Chiasma hinabzieht.

Bei den Knochenfischen und Vögeln lagert sich das mächtige Tectum opticum so über den Thalamus hinweg, daß jeder Frontalabschnitt oben Mittelhirndach und unten Zwischenhirnbasis trifft. Die Ganglien im dorsalen Abschnitte sind deshalb auch nicht immer mit Sicherheit dem einen oder anderen Hirnteil zuzuteilen.

Das Zwischenhirn geht aus der frontalsten der drei Hirnblasen hervor, derselben, aus welcher jederseits durch Auswachsen die Hemisphären sich ausstülpen. Seine Vorderwand ist deshalb die embryonale Schlußplatte, die Lamina terminalis, in welcher alle Vorderhirncommissuren verlaufen, sein Ventrikel ist der unpaare Ventriculus tertius. Dieser stülpt sich dorsal und ventral zu mehrfachen Nebenhöhlen aus. Die Seitenhöhlen, welche den Ventrikel begrenzen, entwickeln die Zwischenhirnganglien. Diese gehen caudal direkt in die Masse des Mittelhirnbodens über, frontal empfangen sie die Züge,

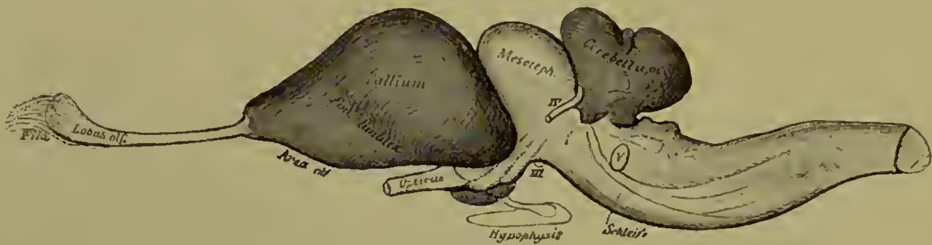


Fig. 166.

Das Gehirn des Nilkrokodiles, nat. Größe. Das Vorderhirn deckt von vorne her, der Tractus opticus von der Seite her den Thalamus zu, so daß nur ein kleiner Teil des Hypothalamus sichtbar bleibt.

welche aus oder zu dem Vorderhirn ziehen. Sie sind immer ganz kurz, so daß Vorderhirn und Zwischenhirn direkt aneinander grenzen. Nur bei den Selachiern, in geringerem Maße bei den anderen Fischen, sind sie so lange, daß ein ansehnliches Zwischenstück sich einschaltet, das man P r a e t h a l a m u s genannt hat. Das sehen Sie gut in Fig. 167, wo bei Chimaera monstrosa ein langer Stiel die geringe Anschwellung des Vorderhirnes mit dem Zwischenhirn verbindet.

Die Fasermasse, welche von vorn her das Zwischenhirn erreicht, ist im Wesentlichen immer die gleiche, einerlei, ob der erwähnte Stiel so lang wie bei den Selachiern oder so kurz wie bei den Vögeln und Säugern ist.

Hier verlaufen Züge aus dem Stammganglion des Vorderhirnes zu den Zwischenhirnganglien, die Tractus strio-thalamici und strio-hypothalamici, dann Fasern aus den Riechlappen, die Tractus olfacto-hypothalamici zum Hypothalamus und die Tractus olfacto-habenulares zum Epithalamus. Dazu kommen von den Reptilien ab Faserzüge aus dem Episphaerium des Vorderhirnes und bei den Säugern mächtige Stabkranzfasern zum Thalamus und zu weiter caudal gelegenen Ge-

bieten. Dies alles also tritt von vorn her in die Ganglienansammlungen, welche jederseits von dem Ventriculus impar das Zwischenhirn bilden.

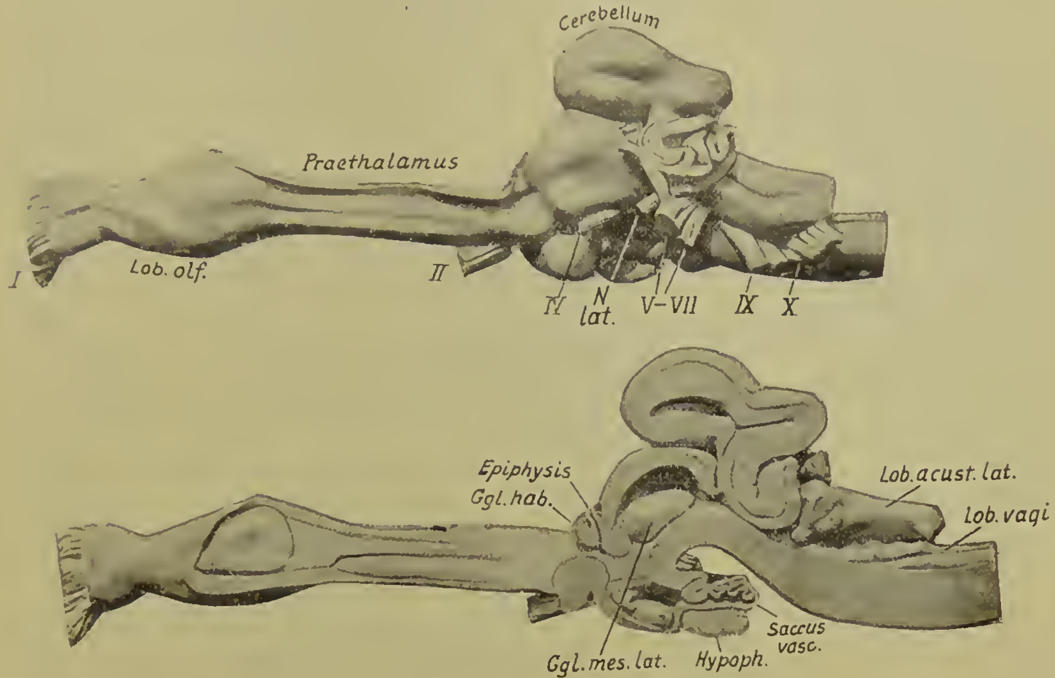


Fig. 167.
Das Gehirn von Chimaera monstrosa. Sehr langer Praethalamus. Modell.

Einteilung. Äußere Form. Hypophyse.

Die primitivsten Verhältnisse haben sich wieder hier wie in anderen Hirngebieten bei den Amphibien erhalten und von deren Zwischenhirn mag die Beschreibung ausgehen.

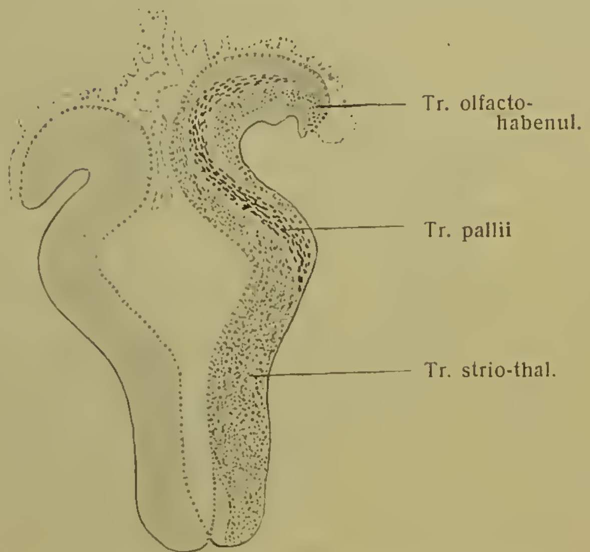


Fig. 168.
Frontalschnitt durch den Praethalamus von Chimaera monstr.

Es ist ein länglicher Körper von etwa eiförmigem Querschnitte, welcher frontal direct in das Telencephalon, caudal in das Mesencephalon übergeht. Dicht hinter dem Plexus chorioides des Vorderhirnes sitzt ihm jederseits ein kleines Ganglion, das Corpus habenulae, auf; dieser Abschnitt wird als Epithalamus bezeichnet. An der ventralen Seite liegen mehrere Ausstülpungen und Ganglienansammlungen, die sich zum Teil wohl vom übrigen Thalamus abscheiden lassen und deshalb als Hypothalamus zusammengefaßt werden. Der zwischen beiden liegenden Hauptmasse bleibt der Name Thalamus. Im wesentlichen

sind auch bei allen Tieren diese drei Abschnitte nachweisbar, aber nur der Epithalamus ist in seinem Aufbau constant, die anderen beiden Teile sind je nach der Tierart recht wechselnd.

Der Hohlraum des Diencephalon wird dorsal durch einige Falten einer Epithelplatte abgeschlossen. Außerdem verlaufen über ihn hinweg noch die Fasern einer Commissur, der Commissura habenularis.

Frontal wird das Zwischenhirn vom Schädelraume geschieden durch die Lamina terminalis. Sie ist immer nur schmal, und es führt jederseits von ihr eine Öffnung in den Hohlraum der Hemisphären, welche sich ja in der Embryonalzeit an dieser Stelle dorsolateral ausgestülpt haben.

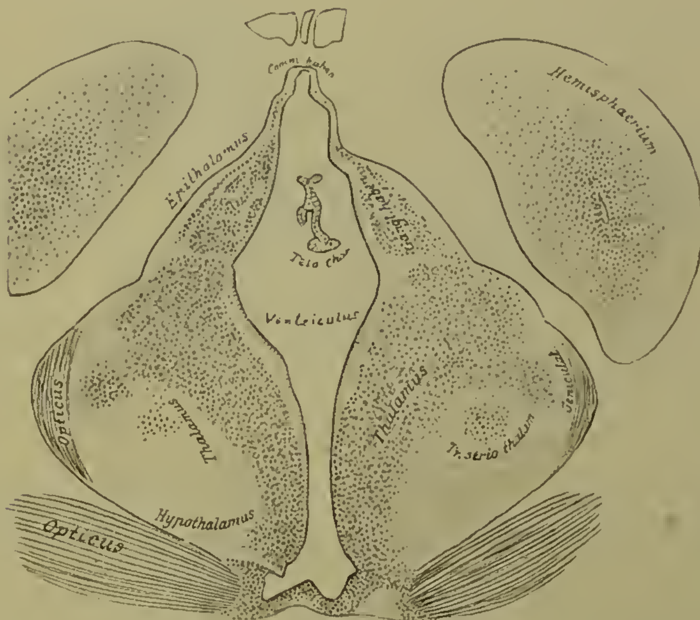


Fig. 169.

Schnitt durch das Diencephalon von Bufo, Kröte.

Die Hauptmasse des Thalamus liegt jederseits von dem unpaaren Ventrikel als Ganglienzellgruppen der Faserung auf, welche aus dem Vorderhirn und aus dem Hinter- und Nachhirn, ja auch aus dem Kleinhirn diesen Ganglien zustrebt. Sie ist außen bedeckt von den Zügen des Tractus opticus, die sich aus dem Mittelhirn hier herab zur Basis begeben. Am frontalen Ende des Thalamus bilden sie das Chiasma.

Form und Ausbildung der einzelnen Abschnitte des Diencephalon variieren innerhalb der Tierreihe so sehr, daß es lohnt, jeden einzelnen gesondert zu betrachten.

Der Hirnteil, welcher an der Basis direct caudal vom Chiasma beginnt ist der Hypothalamus.

Nur bei den Fischen sind alle Teile des Hypothalamus wohl ausgebildet, bei den Amphibien schon werden sie kleiner und bei den

Reptilien und Vögeln findet man von den mächtigen Apparaten nur noch Andeutungen. Deshalb soll zunächst das Verhalten bei den Teleostiern beschrieben werden. Es hat auch für die Ganoiden und für die Selachier Geltung, doch sind hier schon die einzelnen Unterabteilungen weniger ausgeprägt. Der Hypothalamus besteht aus einem großen, fast unpaar ausgebildeten Lobus medius — Tuber cinereum der Säuger — und zwei Lobi laterales. Am caudalen Ende liegt mitten zwischen den letzteren der Lobus posterior, welcher jederseits wieder je eine kleine Aussackung hat. Diese Aussackungen heißen, weil aus dem Lobus posterior das Corpus mamillare der Säuger hervorgeht, Lobi mamillares. Die Gesamtheit des Hypothalamus der Teleostier heißt bei den Autoren Lobi inferiores.

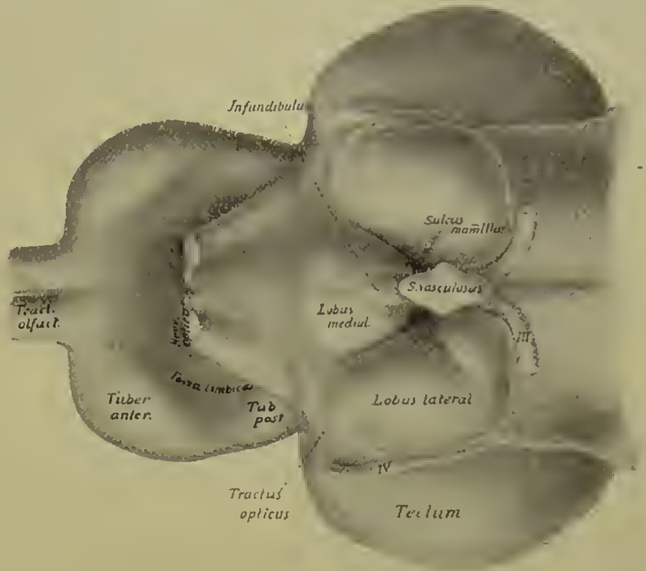


Fig. 170.
Hypothalamus der Barbe (Barbus fluv.) nach Goldstein.

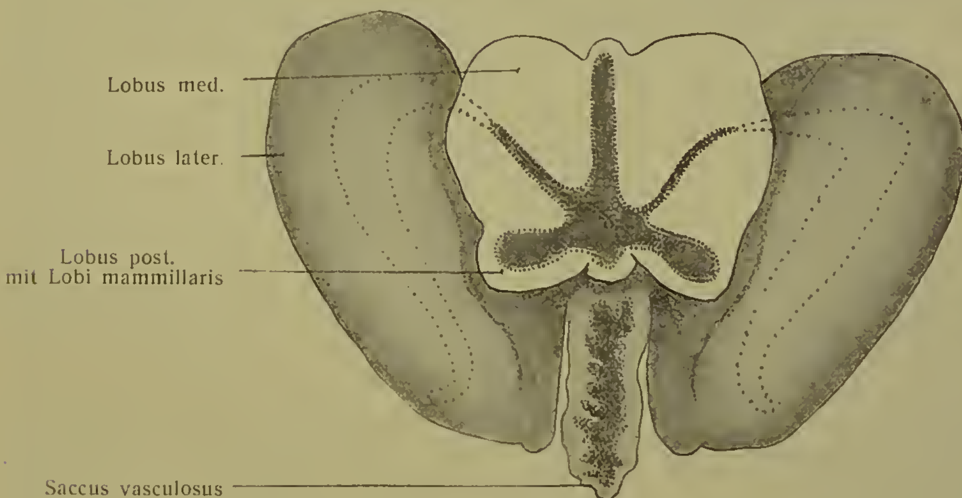


Fig. 171.
Blick von oben in den Hypothalamus von Cyprinus auratus. Die Ventrikel der Seitenlappen punktiert angedeutet.

Genau in der sagittalen Mittellinie ist der Boden des Hypothalamus hinter dem Lobus medius immer auf eine größere oder kleinere Strecke außerordentlich verdünnt, ja im caudalsten Abschnitte oft rein epithelial. Der frontale Teil dieser medianen Verdünnung heißt Infundibulum, der caudalere Saccus vasculosus.

Das Infundibulum ist bei den Ganoiden und vielen Selachiern ein langgestreckter Sack, der an der Hirnbasis weithin ventral reicht und an dem größten Teile seiner Circumferenz von der Hypophysis bedeckt wird; bei den Knochenfischen schon wird es zu einem kurzen dünnen Säckchen, an dessen lang ausgezogenes Ende sich die Hypophysis legt und dies Verhältnis bleibt dann durch die Tierreihe mit geringen Modificationen bestehen. Der Sack ist meist caudalwärts gerichtet, bei einigen Fischen — Lophius z. B. — auch ganz frontalwärts, so daß die Hypophyse vor das Gehirn, zwischen die Riechnerven zu liegen kommt.

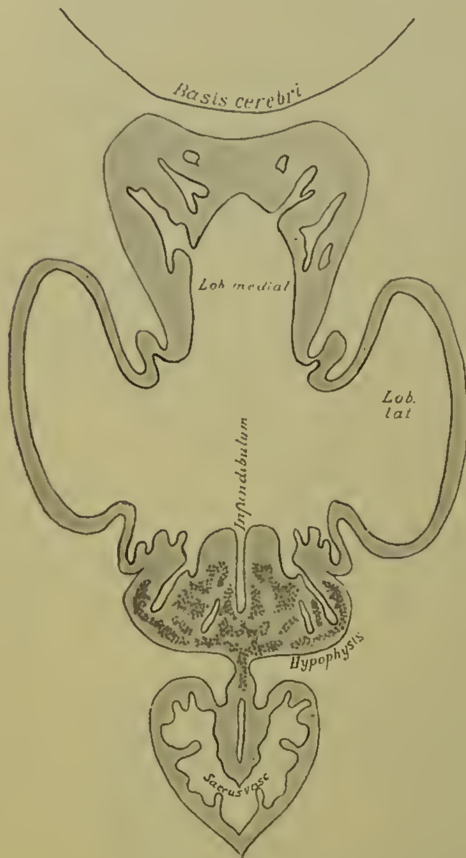


Fig. 172.

Frontalschnitt durch das weite Infundibulum von Hexanchus. Einstülpungen in die Hypophyse. Faltung des dorsal liegenden Recessus mamillaris. Ganz caudal ein Stückchen Saccus getroffen.

Das äußere Ende des Infundibularsackes verzweigt sich oft da, wo es in das Hypophysengewebe eintaucht, am stärksten bei Hexanchus, wo Infundibularschläuche weithin zwischen die Hypophysenschläuche eindringen, s. Fig. 172. Bei Lepidosteus ist es fast ebenso. Fig. 182.

Noch hat niemand die Bedeutung des durch die ganze Wirbeltierreihe durchgehenden Verhältnisses zwischen den beiden Hirnteilen erkannt. Man hat aber manchmal den Eindruck, daß an einer der Hypophysis nahe anliegenden Stelle das Epithel des Infundibulums fehlt, daß hier eine Art Öffnung zwischen den Hypophysisschläuchen in das Gehirn führt. Auf Fig. 173 und Fig. 176 ist das eingezeichnet, was die Beobachtung ergab.

Der Saccus vasculosus ist bei allen wasserlebenden Tieren vorhanden, er fehlt nur bei Myxine. Bei den ecaudaten Amphibien schwindet er nach dem Larvenstadium bis auf eben noch nachweisbare Reste. Es ist ein dünner mit absonderndem Epithel und mit Nerven versehener Schlauch, dessen Wände durch von außen eindringende Blutgefäße gefältelt werden. Das durchaus drüsenartige des Aufbaues hat ihm auch den Namen Infundibulardrüse eingetragen. Meist reicht er weithin rückwärts bis unter die Oblongata. Die Funktion ist noch ganz unbekannt. Aber das reichliche Vorkommen von Nerven zwischen seinen Epithelien (Johnston, Kappers), sowie der ihnen entstammende kräftige Nerv weisen auf receptorische Funktion hin.

Die Mittellinie des Hypothalamus ist auch vor dem Infundibulum meist eine einfache Epithellamelle, welche direkt in der Fortsetzung der Lamina terminalis liegt. Ventral von der Verdickung, welche diese durch die Commissura anterior erfährt, stülpt sie sich zu einem absolut regelmäßig vorkommenden Recessus aus, der, weil er vor dem Chiasma liegt, Recessus praeopticus heißt. Dann erhebt sich die Schlußplatte über die Verdickung des Chiasma hinweg — Eminentia chiasmatica, um sich nun zum Hohlraum des Hypothalamus wieder hinabzusenken. Verfolgt man sie weiter caudal, so gelangt man an den Recessus infundibuli, an den Saccus vasculosus und schließlich an die Wand des Lobus posterior-mamillaris. Hinter ihm liegen in einer wieder dünner werdenden Stelle zahlreiche Querfasern der



Fig. 173.
Sagittalschnitt durch die Trichterregion eines Haies, Scyllium canicula.

Decussationes hypothalamicae und dann erreicht die dünne Platte an dem sich in den Hohlraum des Hypothalamus vorstülpenden Haubenwulst des Mittelhirnes ihr Ende.

Wollen Sie auf Fig. 175 die eben geschilderte Einteilung der medialen Hypothalamuswand verfolgen. Sie ist zur Orientierung an allen Schnitten deshalb so wichtig, weil sie von Myxine an in gleichmäßiger Weise überall nachzuweisen ist.

Die Hypophysis ist ein immer aus engen Epithelschläuchen zusammengesetztes Organ, das sich schon sehr früh aus dem Ektoderme der Mundbucht, da, wo in der Rachenwand der Entodermbelag beginnt, hirnwärts ausstülpt, dann sich abschließt und nun durch Sprossung die zahllosen Tubuli entwickelt, welche das ganze Organ zusammensetzen.

Der merkwürdige Umstand, daß aus der Außenwand des Körpers ein Gang hirnwärts führt, und unter Durchbrechung der Schädelbasis die Hirnbasis erreicht, ja dort ein dauerndes drüsenartiges Gebilde an einen tief herabgesenkten

Hirnfortsatz, das Infundibulum angliedert, hat schon früh öfter zu Erklärungsversuchen gereizt. Schon vor 25 Jahren meinte Dohrn dem Infundibulum die Rolle des Urmundes zuschreiben zu dürfen, der erst spät, als sich der sekundäre in den Darm mündende Mund entwickelte, sich verschlossen habe. In anderer Weise hat Kupffer die gleiche Hypothese aufgenommen. Nicht das Infundibulum, sondern die ganze Anlage der Hypophyse, die er übrigens aus dem inneren Keimblatt ableitet, ist Rest des Urmundes. Es soll nämlich die Hypophyse direkt aus einem Gange entstehen, der bei Myxine zeitlebens, bei den Embryonen von Petromyzon und Stör vorübergehend vorhanden, direkt aus der Nasenhöhle in den praeoral gelegenen Kopfdarm führt. Dieser Canalis nasopharyngeus — er ist in Fig. 178 abgebildet — würde zusammen mit dem Kopfdarm später Hypophyse. Er wäre der Urmund und bei Myxine bestände dieser eben zeitlebens, bei anderen Tieren nur embryonal. Seit aber Bela Haller gezeigt hat, daß ein Canalis nasopharyngeus neben einer Hypophyse bestehen kann und seit Retzius und ich gerade bei Myxine den Kanal dicht unter einer zweifellosen Hypophyse wegziehen und in einem Darmstück enden sahen, läßt sich wohl die Kupffersche Hypothese nicht mehr halten.

In Anschluß an die Dohrnsche Auffassung hat Gaskell eine anregende Hypothese über die Entstehung des ganzen Vertebratengehirnes in zahlreichen Arbeiten, die viel gutes Material beibringen, verteidigt.

Fig. 174.
Horizontalschnitt durch Infundibulum und Saccus vasculosus der Forelle.

Fig. 175.
Genau medianer Sagittalschnitt durch das ganze Gehirn der Wüsteneidechse, Varanus griseus.

Ist das Infundibulum der alte Urmund, so hat dieser in das Innere des Gehirnes geführt. Dann entspricht aber auch der Zwischenhirnventrikel einem Urmagen. Er



Fig. 176.
Sagittalschnitt durch die Hypophyse von Varanus.

ist für Gaskell aus dem erweiterten Kopfdarm hervorgegangen, wie er sich noch heute bei Krebsarten findet. Was dorsal vom Ventrikel liegt, Ganglia habenulae etc., entspricht dem Ganglon supra-oesophageale der Evertebraten. Der Centralcanal des Rückenmarkes, in welchen die Ventrikel ja ausgehen, stammt aus dem engen Darm der Evertebraten, er mündet in der Tat auch bei den Wirbeltieren in einem frühen embryonalen Stadium in das Darmende. Das Rückenmark selbst, welches natürlich mit seinem Hauptapparat ventral vom Centralkanal liegt, soll der Bauchganglienkette der Evertebraten entsprechen, die ja auch ventral vom Darmkanal angeordnet ist. Es hätte also bei den Ahnen der Wirbeltiere das Nervensystem den Urdarm allmählich umwachsen, und dieser hätte, nachdem er mit dem Auftreten der secundären Mundöffnung, die in einen neuen Darm führt, überflüssig geworden war, sich als Centralrohr des Nervensystems erhalten. Gaskell hat, namentlich auch durch Vergleiche zwischen Ammocoetes und dem Molukkenkrebs Limulus versucht, die einzelnen Teile des Gehirnes mit einander zu identifizieren. Bei den ältesten Fischen, wie bei den Paleostrakenkrebsen findet er außer den beiden lateralen Augen noch die dorsal liegenden medialen. Den letzteren identifiziert er die Epiphysenausstülpung des Ammocoetes. Für die Details dieser ganzen Hypothese muß auf Gaskells zahlreiche Arbeiten verwiesen werden.



Fig. 177.
Horizontalschnitt durch die Hypophysis von Rava clav.

Histologisch weiß man namentlich durch Sterzi's über alle Vertebraten ausgedehnte Untersuchungen, daß mindestens drei nach ihrer Färbbarkeit verschiedenartig geartete Zellarten in der Hypophyse

enthalten sind, von denen zwei im frontalen resp. caudalen Abschnitt so stark vertreten sind, daß sie diesen ein specielles Gefüge verleihen:

Fig. 178.

Sagittalschnitt durch den Kopf von Ammocoetus. Aus der Fovea rhinalis, in welche der Olfactorius mündet, entspringt der Canalis nasopharyngeus. Zwischen ihm und dem Chiasma sieht man die Hypophyse an die Infundibularausstülpung angeklebt.

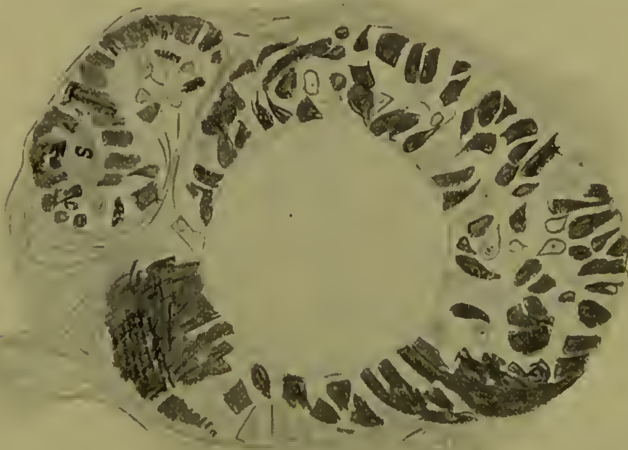


Fig. 179.

Aus der Hyopophyse von Spinax niger. Hämatoxylinlackfärbung. Helle und dunkle Zellen. Der centrale Hohlraum *S* mit Secret erfüllt.

Epiphysis anterior, posterior und media. Eine Abflußstelle für das postulierte Hypophysensekret ist nicht gefunden. Viele Bilder sprechen dafür, daß die jene Epitheltubuli umspinnenden reichen Capillaren das Sekret aufnehmen. Die Veränderungen in der Granulierung der Zellen, welchen man begegnet, sprechen durchaus für eine secernierende Eigenschaft. Auch findet man nicht selten das eine oder andere Epithelrohr weit durch irgend eine klare Masse distendiert oder durch trübe Gerinnungen erfüllt.

Beides ist Fig. 179 deutlich zu sehen, an der auch die zwei Zellarten, eine dunkle und eine helle mit rundem Kern zu erkennen sind.

Das Dach des Zwischenhirnes. Paraphyse, Plexus, Parietalorgane.

Die Schlußplatte des Gehirnes zieht, ehe sie sich rückwärts zur Dachbildung des Zwischenhirnes wendet, zunächst ein Stück dorsalwärts — Lamina supraneuroporica — und senkt sich dann



Fig. 180.
Schematische Darstellung der Aus- und Einstülpungen am Dache des Zwischenhirnes.

hinab zu dem bei den allermeisten Tieren segelartig in das Gehirn herabhängenden Plexus chorioides anterior, aus dem sich dann (außer bei Teleostiern und Ganoiden) jederseits ein Plexus chorioides hemisphaerium ausstülpt, der seitlich von der Schlußplatte in die Hemisphärenventrikel eindringt. Bei den Amphibien ist das noch nicht konstant der Fall. Hier und ebenso bei den Dipnoern, deren Gehirn sich überhaupt kaum von einem echten Amphibiengehirne unterscheidet, wuchert der Plexus anterior mächtig in den Hohlraum

des Zwischenhirnes mit zahlreichen Zapfen ein. Immer liegen dicht über dem Epithel reiche Blutgefäßplexus, deren Schlingen jenes Epithel bedeckt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um einen Absonderungsapparat handelt. Es kommt übrigens bei fast allen Vertebraten auch zu einer dorsalwärts gerichteten Ausstülpung dieser Plexusformation, die sich dann über dem Gehirne im Schädelraume als rötliches, blutreiches Knötchen zeigt. Diese Ausstülpung bezeichnet man — Selenka — als Paraphyse. Ihre Funktion ist noch unbekannt, kann aber nicht unwichtig sein, denn bei den Ganoiden und bei einigen Amphibien — Ichthyophis Burckhardt — erlangt sie eine ganz bedeutende Complication der Ausbildung.

Die einfachste Form der Paraphyse, eine epitheliale Ausstülpung am oberen Ende der Lamina supraneuroporica, ganz wie sie bei Embryonen regelmäßig ist, findet man bei Petromyzon, s. Fig. 184. Bei den meisten Teleostiern ist die Paraphyse nur gering entwickelt,



Fig. 181.

Sagittalschnitt durch das Gehirn des Axolotl, Siredon pisciformis. Paraphyse und Plexus chorioides.

ebenso bei den Selachiern, wo übrigens Chimaera eine merkwürdige Ausnahme macht. Enorm ist die Entwickelung bei den Ganoiden. Hier sehe ich dicht vor dem Velum transversum bei Amia und besonders bei Lepidosteus zahlreiche enge gewundene Drüsenschläuche, die mit ihrer reichen Vascularisation und ihrem kubischen Epithel sehr an Drüsengewebe erinnern.

Sehr oft senkt sich dann caudal von der Paraphysenausstülpung die dünne gefäßbedeckte Hirndecke wieder ventrikelwärts und hängt, einem quergespannten, wenig gefalteten Segel gleich, in den Ventrikel herab. Dieses Velum transversum ist vascularisiert und also wieder zu einem Plexus chorioides ausgebildet.

Hinter dem Velum transversum kommt oft eine flache dorsalwärts gerichtete Ausstülpung, das Parencephalon oder Zirbelpolster vor, auf welchem dann der nach vorn gerichtete Blindsack der caudalsten Dachausstülpung, die Zirbel, ruht.

Vielfach legen die Autoren die ideale Grenze zwischen Vorder- und Zwischenhirn in die Velumplatte. Jedenfalls ist das Zirbelpolster

(Dorsalsack einiger Autoren) die Hauptdeckplatte des Zwischenhirnes. Es ist nicht immer eine einfache Kuppel, wie allerdings in den meisten Fällen. Bei vielen Teleostiern bildet es einen mächtigen frontalwärts gerichteten, bei den Ganoiden einen reich gefalteten und vascularisierten Schlauch, in dessen Falten sich dorsal die Epiphyse einlagert. Sein Epithel zeigt überall Cylinderzellen, die an ihrem Innenpole etwas Secretartiges in den Hirnhohlraum ausstoßen. Der Apparat ist offenbar ein stark functionierender, der für die Tiere von besonderer Bedeutung ist. Ja, es hat dieses Stück der Hirndecke bei Amia und Lepidosteus, wie Untersuchungen von Kingsbury zeigen, die ich durchaus bestätigen kann, eine besondere Art der Oberflächenvergrößerung erfahren. Hier stülpt sich nicht nur (meist nur einseitig) die laterale Wand des Zirbelpolsters auf ihrer ganzen Länge mit reichen Zotten in den Zwischenhirnventrikel hinein, sondern es stülpt sich auch jederseits vom Dache der ganze unpaare Ventrikel lateralwärts zu mächtigen Säcken hinaus an die Hirnoberfläche. Diese Säcke umgeben das Gehirn vorn bis zu den Riechlappen und hinten bis zum Kleinhirne, ja bei Lepidosteus verfolge ich sie an der Ventralseite des Gehirnes bis unter das Rückenmark hinab. Außerdem gibt es da noch eine paarige rückwärts gerichtete Ausstülpung über dem Mittelhirndache. So liegt bei diesen Tieren das ganze Gehirn und ein Teil des Rückenmarkes von echtem Ventrikelhohlraume außen umgeben. Das Epithel dieser Säcke zeigt an der vom Gehirn aus äußeren Platte hohe Zellen, die an Schleimhaut- oder Sinnesepithel erinnern. An der dem Gehirn zunächst liegenden Membran ist es niedrig, oft so flach, daß es kaum sichtbar ist. Über die physiologische Bedeutung dieses merkwürdigen, bisher nur bei den erwähnten Ganoiden nachgewiesenen Apparates, dürften Untersuchungen über Farbstoffausscheidung am lebenden Tiere Licht bringen können.



Fig. 182.
Frontalschnitt durch den Thalamus von Lepidosteus osseus.

Er liegt meist zwischen zwei reich vascularisierten Piamembranen und wird vielfach von deren Gefäßen eingebuchtet. In Fig. 183 bilde ich einen Frontalschnitt durch das Lepidosteusgehirn dicht hinter dem Chiasma ab, an welchem die Teilung des Ventrikels deutlich ist. Man kann außer dem überall vorhandenen Pulvinar epiphyseale, hier Saccus dorsalis, deutlich zwei Sacci laterales und zwei enge Sacci ventrales unterscheiden. Fig. 182 zeigt einen etwa in der Mitte des Mesencephalon liegenden Schnitt. An diesem sieht man wie das ganze Gehirn von jenen Ventrikelausstülpungen umfaßt wird. Auch sind hier zwei bisher nicht erwähnte caudalwärts gerichtete und über dem Mittelhirndache gelagerte Ausstülpungen sichtbar.

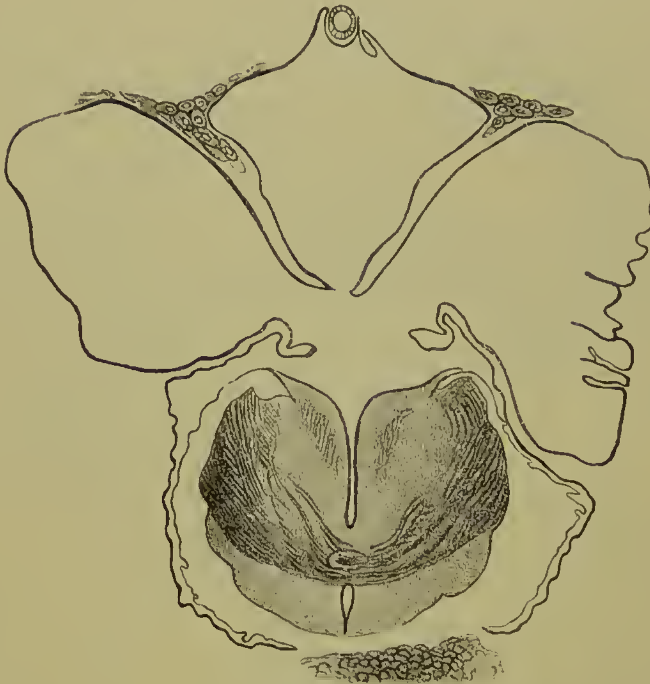


Fig. 183.

Frontalschnitt durch das Mittelhirn von Lepidosteus osseus. Die mediale und die lateralen Ausstülpungen. Die Glandula hypophysoides zwischen beiden.

Auf Fig. 183 erkennt man noch etwas bisher nicht Erwähntes. Bei Lepidosteus, weniger deutlich bei Amia, ist zwischen die dorsalen Aussackungen eine eigentümliche Drüse gebettet, die in ihrem Bau und in ihren Beziehungen zu den Ventrikelausstülpungen direkt an eine Hypophysisformation erinnert. Sie mag vorläufig Glandula hypophysoides heißen.

Das caudale Ende des Zirbelpolsters wird von den Fasern der Commissura habenularis überquert. Zwischen ihr und der von der Commissura posterior gebildeten Mittelhirngrenze kommt es immer zu einer, manchmal auch zu zwei dorsalwärts gerichteten Ausstülpungen des Hirndaches, den Epiphysen. Die frontalere, nicht immer vorhandene ist der Saccus parietalis, das Parietalorgan, die caudalere heißt Saccus pinealis oder Zirbel, Epiphyse im engeren Sinne.

Nur bei Petromyzon erhalten sich beide Ausstülpungen als über einander gelagerte Blasen zeitlebens. Fig. 126. Zu beiden treten Nerven. Zu dem ventralen (frontalen) Bläschen gelangen sie aus dem einen Ganglion habenulae, zu dem dorsalen aus der Gegend der Commissura posterior, Fig. 185, und der gleichen Innervation begegnet man dann überall, wo zwei Bläschen da sind.

Beide Blasen bestehen aus sehr langen Zellen, welche mit ihren zum Teil verzweigten Basalausläufern und ihrem zum Teil flimmernden Saume durchaus den Ependymzellen der Centralorgane gleichen. Unter ihnen liegen viele kürzere Zellen und namentlich in der ventralen Wand der oberen und der ganzen Wand der unteren Blase sieht man einige Zellen, die an Ganglienzellen erinnern. Aus all diesen ependymartigen Zellen fließen lange dünne Ströme von Sekret oder Protoplasma in den Innenraum der Blasen hinein. Und zwischen ihnen liegen kolbig über die Oberfläche ragende Epithelzellen, welche etwas an Sinneszellen erinnern. Solche findet man aber nicht in der dorsalsten Wand der oberen Blase. Das ganze Gewebe der ventralen Wand ist mit Kalkkörnchen durchsetzt weiß glänzend. Nur an der oberen Blase hat sich ein Stiel zum Mittelhirn hin erhalten. Es ist ein fast massiver Schlauch kubischer Zellen, über dessen Oberfläche feine Nervenfäden — eigene Untersuchung mit Fibrillenfärbung — aus der Insertionsstelle bis zu den Epithelzellbasen ziehen. Das untere Bläschen hat keinen Stiel mehr, es ist vom Gehirne ganz abgeschnürt, aber ein echter Nerv verbindet es mit dem einen Ganglion habenulae. Ehe er in das Bläschen eintritt, löst er sich zwischen rundlichen Ganglienzellen auf. Dieses Ganglion des Parietalorganes ist Fig. 184 sehr deutlich, es liegt ganz ventral.



Fig. 184.
Die beiden übereinander liegenden Parietalorgane mit ihren Nerven von Petromyzon fluv. Sagittalschnitt. Davor die der Paraphyse entsprechende kleine Ausstülpung.

Diese beiden übereinander gelagerten Blasen haben von jeher für Sinnesapparate gegolten und diese Anschauung schien nicht nur durch den Zutritt von Nerven und die einem Sinnesepithel ähnlichen Zellen, sondern auch durch den Umstand bewiesen, daß die Gewebe, welche in der Kopfwand über den Blasen liegen, hier eine durchsichtigere Stelle haben, der man auch bei Fischen, Amphibien und Reptilien hier und da begegnet. Gerade hier fehlt das Pigment der Haut und der tieferen Schichten. Für die bei Petromyzon ventral liegende vordere Blase mit ihren dicken Nerven und ihrem Ganglion ist das wohl auch nicht zweifelhaft. Anders ist es mit der oben liegenden hinteren Blase. Sie ist das Homologon der Epiphysenausstülpung. Ist es nun schon sehr deutlich, daß ihre Epithelien offenbares Secret in den Hohlraum der Blase hineinsenden, so wird der Verdacht, daß das obere Organ, ein Secretionsapparat ist, der hier einem Sinnesapparat aufgelagert, ihn vielleicht irgendwie ergänzt, dadurch besonders groß,

daß in der ganzen übrigen Tierreihe die Epiphyse durch Ausstülpungen ihrer Wand durchaus den Charakter eines Absonderungsorganes, allerdings eines sehr nerven- und gefäßreichen bekommt.

Bei dem Petromyzon sonst nahen *Myxine* ist nur eine, wahrscheinlich die caudalere Blase und auch sie nicht bei allen Exemplaren vorhanden. Es ist ein einfacher Schlauch.

Seit den Arbeiten von Leydig, Beraneck, Gaupp u. a. weiß man, daß zwei epiphyseale Ausstülpungen existieren, von denen nur die frontalere einen deutlichen Sinnesapparat hat. Dadurch, daß man die verschiedene Natur der beiden Parietalbläschen nicht berücksichtigte, vielmehr die Epiphyse und das Parietalorgan fortwährend verwechselte, haben sich in die Literatur viele Irrtümer eingeschlichen.

Wenn man die Tierreihe durchsieht, so entdeckt man, daß eigentlich nur die caudale Ausstülpung, die Epiphysis immer nachweisbar ist und daß, mit Ausnahme einiger Reptilien, die vordere Ausbuchtung selbst da verschwindet oder — Amia — atrophiert, wo sie embryonal einmal aufgetreten war.

Bei den Selachiern lagert sich das bläschenförmige Ende des langen Epiphysenschlauches manchmal noch in das Schädeldach, bei Ganoiden und Teleostiern erreicht es kaum dessen Innenseite. Mannigfache Ausstülpungen und Epithelzapfen, bald mehr im Endbläschen, bald mehr im Stiel gelegen, vergrößern die Oberfläche. Das Epithel hat durchaus den Charakter absondernder Zellen, deren Tropfen in den Hohlraum der Blasen hineinragen. Der Nerv ist viel zu dünn um etwa alle „Sinneszellen" zu versorgen. Auffallend ist, daß bei Amia und Lepidosteus genau an der Abgangsstelle der Epiphyse mehrere Zotten des Hirndaches sich in den Ventrikel senken, die ähnlichen Bau haben. Auch das spricht für Absonderungsvorgänge, da wir wissen, daß derlei Zotten in die Hirnhöhle hinein secernieren.

Bei den meisten Anuren kommt es zu einer Abschnürung des Endbläschens. Es liegt dann beim erwachsenen Tiere außerhalb des Schädels, Man kann diese helle Stelle, den Stirnfleck, leicht zwischen den Augen erkennen. Der Rest des Schlauches zieht sich in die Schädelhöhle zurück, aber der ganze Weg bleibt gekennzeichnet durch einen Nervenstrang, welcher aus der Fasermasse caudal von der Zirbel, die schon der Commissura posterior angehört, stammt und im Stirnflecke endet.

Bei den übrigen Amphibien, bei den Reptilien, den Vögeln und den Säugern erreicht das frontale Zirbelende nicht mehr das Schädeldach. Es knäult sich vielmehr der ganze Schlauch unter Anteilnahme von Blutgefäßen, wahrscheinlich auch unter seitlicher Sprossenbildung zu einem Knötchen auf, das dicht vor der Commissura posterior gelegen, längst schon als Zirbel, Glandula pinealis bezeichnet wird.

Die Zirbelausstülpung bekommt immer Nerven, die sich in der Gegend der Commissura posterior, s. Fig. 185, aus unbekannten Stellen stammend, ablösen und den Schlauch überziehen.

Viel seltener ist die frontale Ausstülpung vorhanden. Sie fehlt allen Selachiern und Teleostiern, ist bei Amia und Lepidosteus in Spuren noch nachweisbar, aber wirklich gut ausgebildet ist sie nur bei einigen Reptilien. Hier entwickelt sie sich zu einem merkwürdigen bleibenden Organe. Ihr Endbläschen, das beim erwachsenen Tiere nur noch durch ein solides Stück mit dem hohlen Ausgangspunkt verbunden ist, bleibt in einer Lücke des Scheitelbeines liegen und ormt sich zu einem Gebilde um, das Ähnlichkeit mit einem Auge

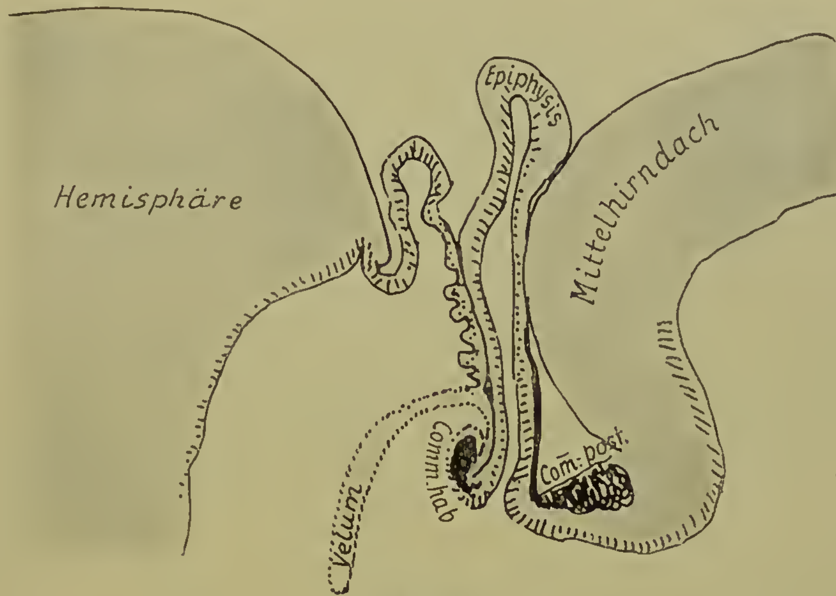


Fig. 185.

Sagittalschnitt durch das Zwischenhirndach eines Haies, Spinax niger. Mächtige Epiphyse, zu der aus der Gegend der Commissura posterior ein Nerv tritt.

hat. Die Entdeckung dieses merkwürdigen Gebildes verdanken wir de Graaf und Spencer. Man kann eine Cornea und Linse, eine Retina und eine in und unter dieser liegende Pigmentschicht an diesem unpaaren „Parietalorgane" erkennen, wenigstens in den Fällen, wo es wohl ausgebildet ist, so bei Hatteria, Anguis, Sphenodon, Varanus. Daneben kommen alle möglichen regressiven Formen mit unvollständiger Entwickelung vor, ja das Parietalauge kann ganz fehlen, so bei den Schlangen, den Geckoniden, einigen Agamenarten u. a. Zuweilen sind auch neben einem gut ausgebildeten Auge noch ein oder zwei atrophische kleinere gelegen, das scheint mit den Individuen zu wechseln.

Die von einem dünnen Gewebe — Corpus vitreum — erfüllte Blase, Fig. 186, zeigt an ihrer oberen Wand eine deutliche aus Epithelzellen gebildete Linse und an ihrer unteren eine Retina, welche mit derjenigen einiger Evertebraten die allergrößte Ähnlichkeit hat. Von

hinten außen tritt an sie der aus dem einen Ganglion habenulae (Strahl und Martin, Klinkowström) stammende Nerv heran. Er verliert sich in mehreren Schichten von rundlichen Zellen. In diese tauchen die Endfäden der innersten Schicht, der Stäbchen ein. Diese sind im Bau recht complicierte, den Retinastäbchen durchaus ähnliche Gebilde, welche seitlich überall von Pigment umhüllt sind, ganz wie die Stäbchen der Articulaten und Mollusken.

Die Zellen, welche dieses Pigment führen, contrahieren sich, ganz wie die Pigmentzellen der Retina, in der Dunkelheit und strecken bei Belichtung ihre Fortsätze um die Stäbchen aus (Novikoff).

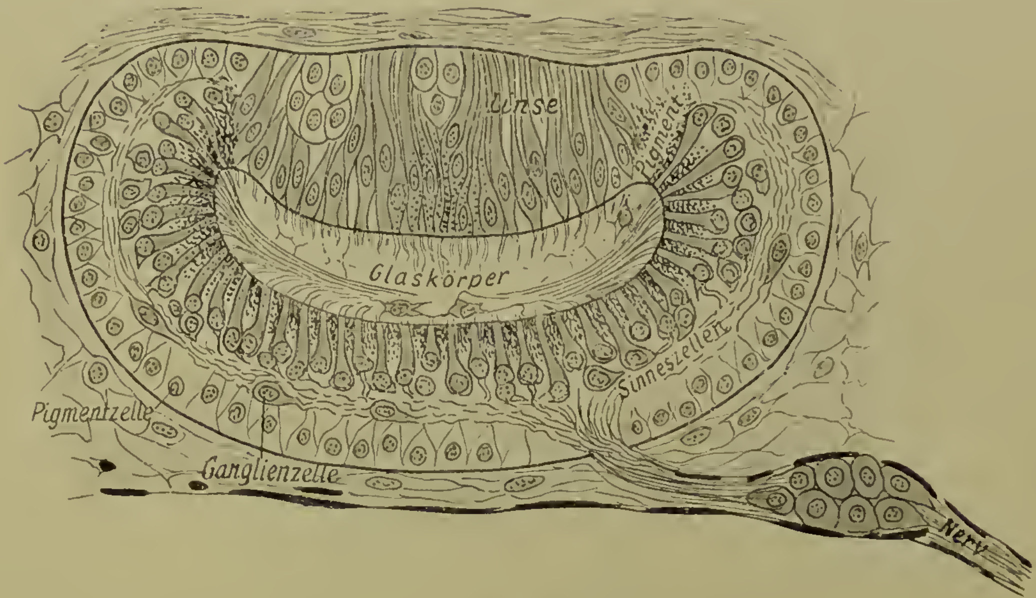


Fig. 186.
Sagittalschnitt durch das Parietalauge von Anguis fragilis. Im Dunkeln gehaltenes Exemplar (Pigment retrahiert) nach Novikoff.

Das ganze Organ ist von einer Bindegewebshülle umgeben, deren vordere Wand so pigmentarm ist, daß man sie als Cornea bezeichnen konnte. Übrigens sind alle Gewebe über dem Parietalauge pigmentarm. Man kann es deshalb am unverletzten Tiere oft genug als durchsichtigen, parietalen Fleck erkennen.

Welche physiologische Bedeutung diesen nach ihrem Bau unseren Sinnesorganen am ähnlichsten merkwürdigen Organen zukommt, das wissen wir noch nicht. Man hat sie gleich nach ihrer Entdeckung als dritte Augen bezeichnet, weil eben die höchstdifferenzierten Formen — bei Hatteria — durchaus Augen gleichen, auch weil die Haut über denselben immer so durchsichtig ist. Höchst wahrscheinlich handelt es sich um letzte Ausläufer von früher sehr mächtig entwickelten Apparaten.

Schon gleich bei der Entdeckung des Parietalauges wurde auf die großen Löcher im Schädel fossiler Reptilien als wohl zur Aufnahme eines gleichartigen Organes bestimmter Lücken hingewiesen. Für diese Löcher bei den

Reptilien ist es durchaus wahrscheinlich, daß sie wie die ganz gleichartigen Schädellücken von Hatteria Parietalaugen aufnehmen. Man ist aber, vergessend, daß auch die Epiphyse sich in Schädellöcher einlagern kann, so weit gegangen, alle solche Lücken als zur Aufnahme von Sinnesapparaten bestimmt anzusehen. So lange wir aber über die Epiphysenfunktion nichts Näheres wissen, ist man hierzu nicht berechtigt.

Über die parietalen Schädellöcher ist durch O. Jeckel folgendes bekannt geworden:

Bei den devonischen Ganoiden liegt zwischen den Frontalbeinen ein großes, wohl für das Parietalorgan bestimmtes Loch und bei den fossilen Plakodermen findet man überall eine grubige Einsenkung im Inneren des Schädeldaches. Bei einigen dieser fossilen Ganoiden ist das Loch sogar von einem Kranze kleiner Knochen umgeben, die durchaus an Skleraknöchelchen erinnern.

Wenn sich das Vorderhirn mehr ausbildet, rückt die Implantation in den Schädel caudalwärts. So findet man bei den Protoreptilien, den Stegocephalen, einer Klasse, von der wohl unsere Amphibien, Reptilien und vielleicht sogar die Säuger stammen, immer ein sehr großes Foramen zwischen den Scheitelbeinen, das offenbar einen sehr großen Parietalapparat aufnehmen konnte. Diese Tiere gehören schon dem Carbon und dem Perm an, auch die Sphenodontier in der Trias und im Jura, ebendaher die Ichthyosaurier, auch die Placodontier der Trias haben noch enorme Aushöhlungen. Von lebenden Tieren hat nur Hatteria noch etwas derartiges, bei den Eidechsen ist ein kleines Loch da, aber bei den Schlangen, Krocodilen und Schildkröten ist es völlig verschwunden. Unsere lebenden Amphibien haben zumeist kein Foramen parietale mehr, nur bei einem Siphonops und einem Amphiuma ließ sich etwas derartiges nachweisen.

Das Ganglion habenulae.

Dicht an der epithelialen Decke liegen beiderseits die Eigenganglien des Epithalamus, die Ganglia habenulae, Fig. 188. Bei vielen niederen Vertebraten ist das rechte und linke Ganglion verschieden groß, aber sonst bieten gerade die Ganglia habenulae ein gutes Beispiel für einen durchaus constanten, weder in Ausbildung, noch Rückbildung wesentlich variierenden Hirnteil. Von Petromyzon bis zu den Säugern, immer findet man sie beiderseits von der Epiphysenausstülpung etwas frontal von derselben. Schon bei Petromyzon besteht jedes Ganglion aus einer fronto-medialen und einer caudolateralen Abteilung. Innerhalb der letztgenannten liegen zahlreiche Faserzüge, die der nachher zu schildernden Commissura habenularis und der Taenia thalami angehören, s. Fig. 262.

Am Gehirne von Myxine, in wenig geringerem Maße an dem von Petromyzon, ist das Ganglion habenulae mit seiner Faserung zu anderen Hirnteilen der mächtigste Apparat im Zwischenhirne überhaupt. Fig. 190 gibt einen aus wenigen Einzelschnitten combinierten Sagittalschnitt von Myxine und Fig. 188 einen Frontalschnitt von Barbus zur Demonstration des Ganglion habenulae. Bei allen Tieren ragt das Ganglion dorsal direkt aus der Hirnmasse heraus. Es bildet jederseits vor dem Tectum einen kleinen Höcker, wie das an den

Fig. 187 und 188 auch gut zu sehen ist. Bei Myxine sind beide Ganglien zu einer Masse zusammengeschmolzen.

Fig. 187.

Horizontalschnitt durch die Ganglia habenulae einer Schildkröte, Emys europ.

Bei den Amphibien und Reptilien, wo die übrigen Thalamusganglien noch relativ wenig entwickelt sind, oder bei den Fischen, wo sie mehr ventral gerückt sind, erscheinen die Ganglia habenulae als die frontalsten Zwischenhirn-Ganglien. Wenn sich bei den Vögeln und Säugern die anderen Bestandteile des Thalamencephon mehr und mehr ausdehnen, schieben sie den Epithalamus etwas caudal, so daß zwischen ihn und das Vorderhirn das ganze übrige Zwischenhirngebiet sich einlagert. Gleich constant wie die Entwickelung sind die Faserzüge zum Epithalamus. Zunächst erhält er immer von vorn her, aus dem Basal-

Fig. 188.

Barbus. Frontalschnitt nach Goldstein.

Zwischen den mächtigen Mittelhirndachblasen die Ganglia habenulae. Der aus dem Dache herabströmende Opticus umfasst das Zwischenhirn.

gebiete des Vorderhirnes, einen Zuzug, den Tractus olfacto-habenularis. Diesem gesellt sich von den Amphibien an aufwärts

noch ein Bündel aus dem Hirnmantel zu, der Tractus cortico-habenularis. Beide zusammen bilden die Taenia thalami. Siehe Fig. 242. Ihren Ursprung an der Vorderhirnbasis, ihr Dorsalziehen an der Seitenwand des Epithalamus und ihren — partiellen — Übergang in eine Commissur sehen Sie an dem Fig. 189 abgebildeten Frontalschnitte vom Frosche.

Es gibt kein Tier, welchem diese Verbindung zwischen dem caudalen Riechgebiete und dem Epithalamus fehlt.

Die Taeniafasern splittern zum Teil im Inneren des lateralen Ganglions, das relativ zellarm ist, auf, zum größeren aber begeben

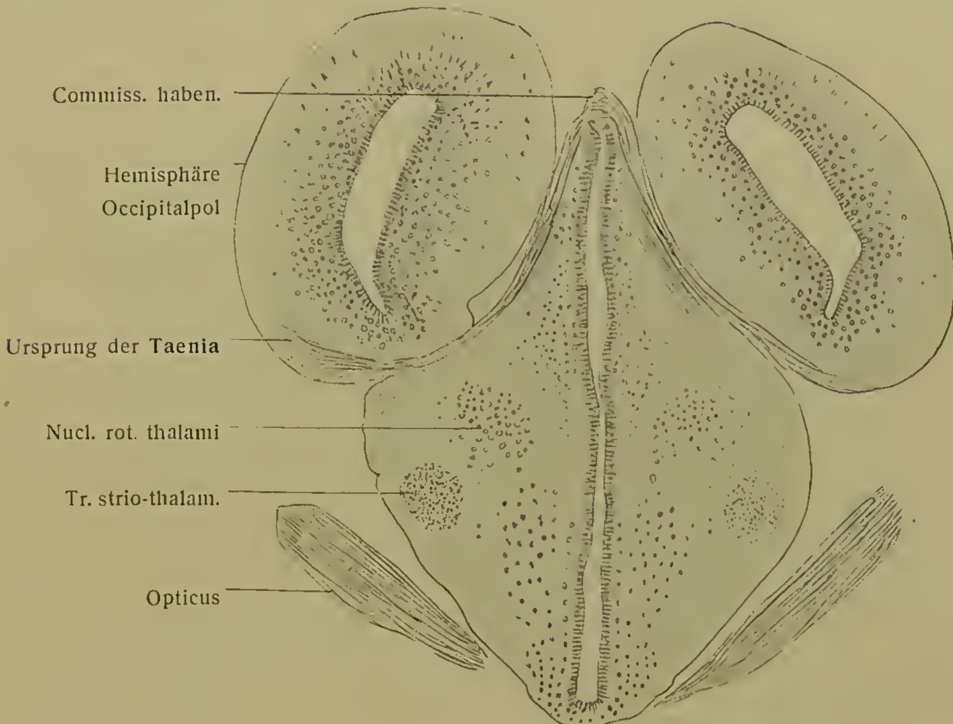


Fig. 189.

Rana. Axencylinderfärbung der Taenia thalami. Ursprung der Fasern am Vorderhirnboden, Verlauf zur Commissura habenularis über dem Ganglion habenulae.

sie sich caudal vom Corpus habenulae auf die andere Seite. Diese allen Vertebraten an genau gleicher Stelle zukommende Querfaserung in dem Dache des Zwischenhirnes heißt Commissura habenularis. Fig. 187, 189, 191.

Bei Myxine und Petromyzon ist der Tractus olfacto-habenularis das allermächtigste Bündel im ganzen Vorder- und Zwischenhirn. Die Größe ist aber nur eine relative, weil bie übrigen Faserzüge hier minimal sind. Fig. 190. Es ist mir bei Untersuchung der ungeheuren Taeniacommissuren dieser beiden Fische sehr wahrscheinlich geworden, daß es hier nicht um ein kreuzendes Ende, sondern um eine echte über den Epithalamus wegziehende Commissur der beiden Taeniakerne im Vorderhirne handelt.

Wo immer man einen Nervenzug zu einem Parietalorgane gefunden hat, also bei Petromyzon, bei einigen Reptilien, immer hatte er Be-

ziehungen zu dem einen Ganglion habenulae. Dieses ist bei allen Fischen ungleich groß, meist ist das rechte, zu dem auch der Nerv tritt, das größere. Silberbilder (Petromyzon) lassen annehmen, daß der Nerv aus dem Parietalorgan entspringt und im lateralen Ganglion des Ganglion habenulae endet.

Aus den Zellen des medialen Ganglions entspringt ein Faserzug, der sich sofort ventral- und caudal begibt. Seine Fasern durchqueren die ganze Zwischen- und Mittelhirnbasis und enden nicht weit hinter dem Abgange des Oculomotorius in einem kleinen, ganz ventral an der Basis des Nachhirnes liegenden Ganglion, dem Corpus interpedunculare, Fig. 190. Hier splittern sie auf, und ihre Endfäden kreuzen mit denjenigen der anderen Seite. Der Faserzug und das



Fig. 190.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von Myxine glutinosa. Die riesigen Ganglia habenulae mit der zutretenden Taenia und den abziehenden Fasern zum Corpus interpedunculare.

Corpus interpedunculare sind absolut constant durch die ganze Tierreihe hindurch. Der erstere ist, wenn eine Größendifferenz der Ganglien vorliegt, auch auf der Seite des kleineren Ganglions immer dünner. Er besteht aus zahlreichen manchmal markumgebenen Fibrillen, welche einen eigenartig gelatinös aussehenden, in seiner Zusammensetzung noch unaufgeklärten Strang umfassen. Bei Petromyzon haben die Zellen, welche jenen Tractus habenulo-peduncularis entsenden, einen zweigeteilten Axencylinder. Eine Abteilung geht in den Tractus, die andere wendet sich dorsalwärts in das Ganglion zurück.

Bei Fischen, Amphibien und Reptilien gibt es auch einen Faserzug aus dem Ganglion habenulae in die Tiefe des Thalamus, Tr. habenulo-diencephalicus, Fig. 191.

Das Ganglion habenulae ist sicher nicht nur den Endpunkt für den Nerven des Parietalorganes, denn dieser Nerv existiert ja nur bei wenig Tieren noch, das Ganglion aber und seine anderen Verbindungen sind ja

ungemein constant. Man muß deshalb annehmen, in ihm sei einer der Grundapparate des Centralnervensystemes gegeben, die früh erworben, immer zu dessen zweckmäßiger Tätigkeit erforderlich bleiben. Die Verbindung mit dem Riechapparate ließ zunächst annehmen, daß es sich um einen dahin gehörigen Mechanismus handele. Da er aber auch bei solchen Säugern vorhanden ist, die keine Riechnerven haben — Lotheissen —, so kann das System der Ganglien nicht ein Bestandteil des Riechapparates selbst sein, muß vielmehr nur zu ihm in einer festen Beziehung gedacht werden. Die Stelle im Vorderhirn, aus der die Hauptmasse der Taenia entspringt, der Lobus parolfactorius ist, wie unten gezeigt werden soll, wahrscheinlich Centrum des

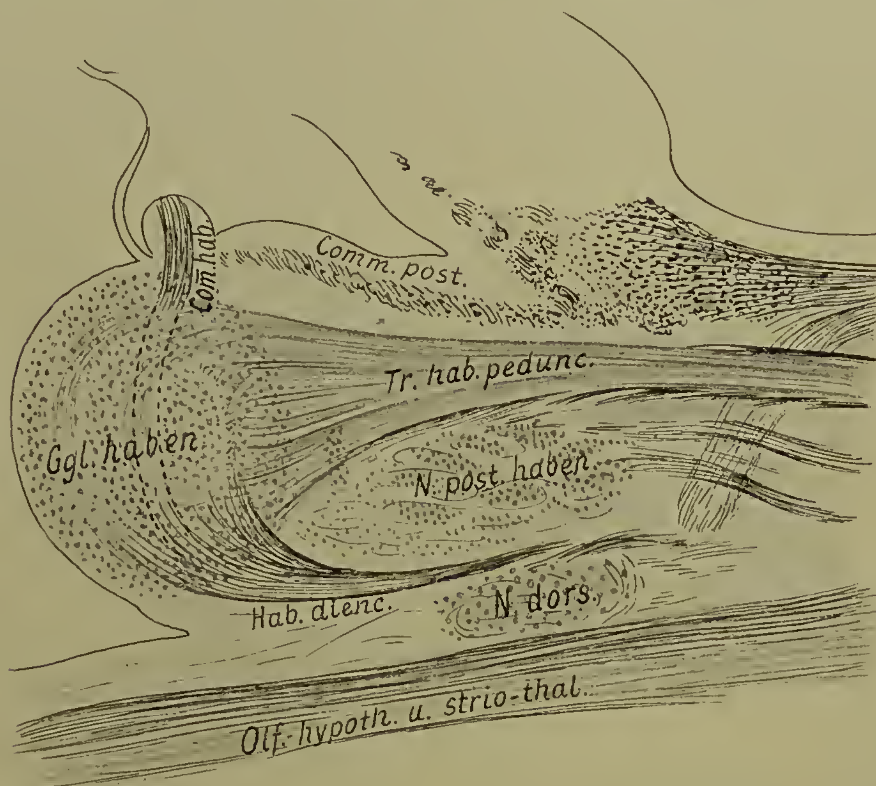


Fig. 191.

Sagittalschnitt durch das Gangl. habenulae und die von ihm ausgehenden Fasern bei einem Knochenfisch, Chondrostoma nasus.

Oralsinnes. Bestätigt sich diese Vermutung, so würde das Ganglion habenulae samt dem Corpus interpedunculare auch zum Apparat dieses Sinnes gehören. Seine besonders mächtige Entwicklung bei den Cyclostomen mit großem Mundapparat, sein Vorhandensein in der ganzen Tierreihe würden so ihre Erklärung finden. Tierversuche — bei großen Reptilien und Fischen vielleicht ausführbar — wären sehr erwünscht.

Fünfzehnte Vorlesung.

Die Ganglien des Thalamus und des Hypothalamus.

M. H.! Eine lehrbuchmäßige Darstellung der Thalamusganglien ist heute noch nicht möglich. Aus dem gleichartigen grauen Belage des mittleren Ventrikels, welchen alle Embryonen zeigen, differenzieren

sich bei der einen Klasse, ja bei der einen Familie mehr, bei der anderen weniger deutliche Kerngruppen heraus. Nur wenige dieser Kerne sind durch ihre Verbindungen so charakterisiert, daß sie unter einander vergleichbar werden. Dazu kommt, daß bei den Fischen und Vögeln das Mittelhirn enorm entwickelt von oben her den Thalamus fast überdeckt und daß bei Fischen die bedeutende Ausdehnung des Hypothalamus Verschiebungen erzeugt, durch welche sonst dorsaler liegende Ganglien in diesen zu geraten scheinen. Es wird die Zeit kommen, welche das heute Unmögliche erlaubt, wenn einmal Degenerationsmethoden an niederen Tierhirnen völlig sichere Abscheidung jedes Faserzuges, Entartung jeder einzelnen Zellgruppe studieren lassen. Zunächst können wir nur schildern, was bei den einzelnen Klassen gefunden wurde.

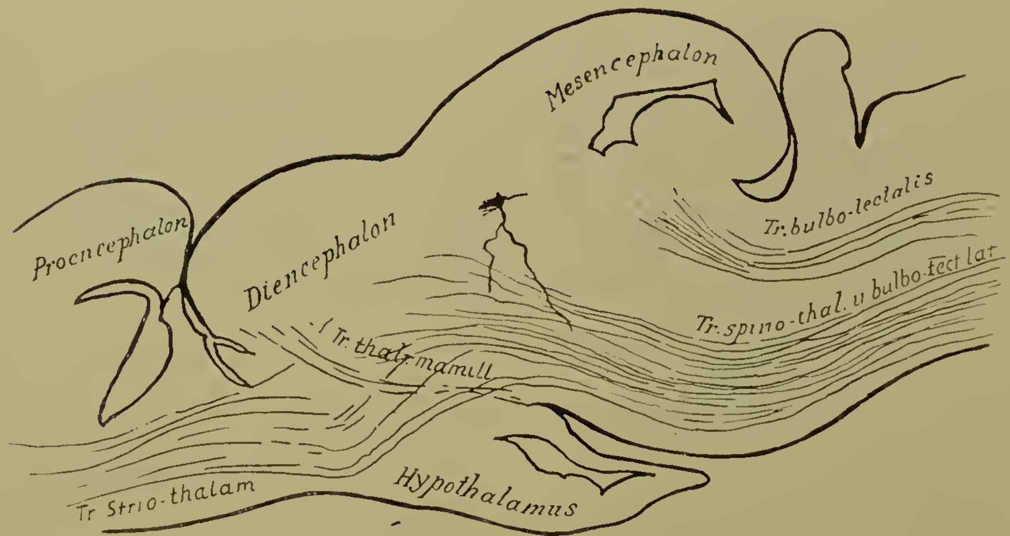


Fig. 192.
Sagittalschnitt des Gehirnes von Rana. Der Tractus spino-thalamicus und der Tractus thalamo-mamillaris treten caudal, der Tractus strio-thalamicus tritt rostral ein. Versilberung.

Der Thalamus der Amphibien kommt jedenfalls den embryonalen Bildern noch am nächsten. Die centrale graue Substanz ist nur lateral in Unterabteilungen geschieden, medial, also in der direkten Umgebung des Ventrikels, bildet sie eine einheitliche Zellmasse, aus der lateral einige Fasern abziehen.

Diese einheitliche Masse, das Stratum griseum centrale, centrales Höhlengrau, scheint der Ausgangspunkt für mannigfache Differenzierungen zu werden. Ein frontaler Abschnitt, der Nucleus anterior, entsendet ventral einen Faserzug zum caudalen Hypothalamus — Tractus thalamo-mamillaris. Fig. 192. In den caudaleren und in den ventralen Abschnitten des centralen Graues enden die Ihnen längst bekannten Tractus spino- et bulbo-thalamici. Beide Kerne nehmen aus dem Vorderhirne die Züge des Tractus strio-thalamicus auf, ebenso tritt ein solcher, Fig 193, in das Grau des Hypothalamus.

Lateral ist der Thalamus von je einer Zellplatte abgeschlossen, welche zum optischen Apparate gehört und als Corpus geniculatum laterale bezeichnet wird. Ventral liegen die Kreuzungen des Sehnerven und andere, die später mit jenen im Zusammenhang zu besprechen sind. Hinter ihnen wölbt sich die Masse des Lobus medius hypothalami zur Hirnbasis. Da, wo der Hypothalamus an die Mittelhirnbasis grenzt, entwickeln sich aus seinem Grau zwei Faserzüge, ein dorsaler, der sich dann dem Tractus longitudinalis dorsalis anschließt und ein ganz an der ventralen Oberfläche verlaufender starkfaseriger Zug, der wahrscheinlich ein Tractus bulbo-mamillaris ist.

Diese primitiv einfachen Verhältnisse haben dennoch etwas Typisches. Denn wenn nun auch in der Tierreihe ganz bedeutende Complicationen des Thalamus und des Hypothalamus auftreten, es wiederholen sich jedenfalls die Verbindungen mit dem Vorderhirn



Fig. 193.

Sagittalschnitt durch das ganze Gehirn von Triton, lateral von der Mittellinie. Zeigt rostral u. a. die Endigung des Tractus strio-thalamicus an drei Stellen des Zwischenhirnes und caudal den Tractus spino-thalamicus.

einerseits, mit dem Rückenmarke, der Oblongata andererseits, ebenso wie die Beziehungen zum Hypothalamus und zum Opticus.

Bei Petromyzon und bei Myxine sind jedenfalls keine anderen Verbindungen nachweisbar. Nur muß erwähnt werden, daß bei dem letzteren Tiere mit zurückgebildetem Gehirne der interthalamische Ventrikel bis auf Spuren verschwunden ist, weil die beiderseitigen Thalamusganglien sich unter Atrophierung ihres Zwischenepitheles genähert und rostralwärts nach dem Vorderhirne zu verschmelzend vorgedrängt haben. S. Fig. 190. Bei den meisten Exemplaren von Myxine ist der Opticus mit seiner Kreuzung verloren, weil das Auge bis zum Verschwinden atrophiert.

Auch am Selachiergehirne hat sich noch keine scharfe Gliederung herausgebildet, noch liegen die Zellen recht zerstreut, noch sind der Bahnen nur wenige und dünne aus und zu dem Eigenapparate. Es hat sich aber wohl im Zusammenhange mit der mächtigen Entwicklung des Kleinhirnes, der Hypothalamus stärker entwickelt. Der Lobus medius namentlich, direkt hinter dem Chiasma, ist groß und ventral

durch eine Sagittalfurche in zwei Teile geteilt, die Lobi laterales sind oft nur unbedeutend. Direkt vor dem Mittelhirndache findet man medial einen kleinen Nucleus anterior, der ein dünnes Bündelchen caudalwärts sendet, wo es nach sagittaler Durchmessung des ganzen Zwischenhirnes, in etwa parallelem Verlaufe zum Tractus habenulo-peduncularis, schließlich vor diesem in der Seitenwand des Recessus mamillaris endet — Tractus thalamo-mamillaris. Diesem hier zum erstenmale auftretenden Zuge muß wohl eine große Wichtigkeit im Gesamtmechanismus zukommen, denn er fehlt nun nicht mehr bis hinauf zum Menschen und immer zieht zu dem Ganglion mamillare, wo er endet, ein Faserzug herauf aus dem Rückenmarksanfange — Tractus pedunculo-mamillaris. Von den Reptilien ab wird dieses Ganglion auch von einem Zug aus dem Vorderhirne, dem Fornix, erreicht.

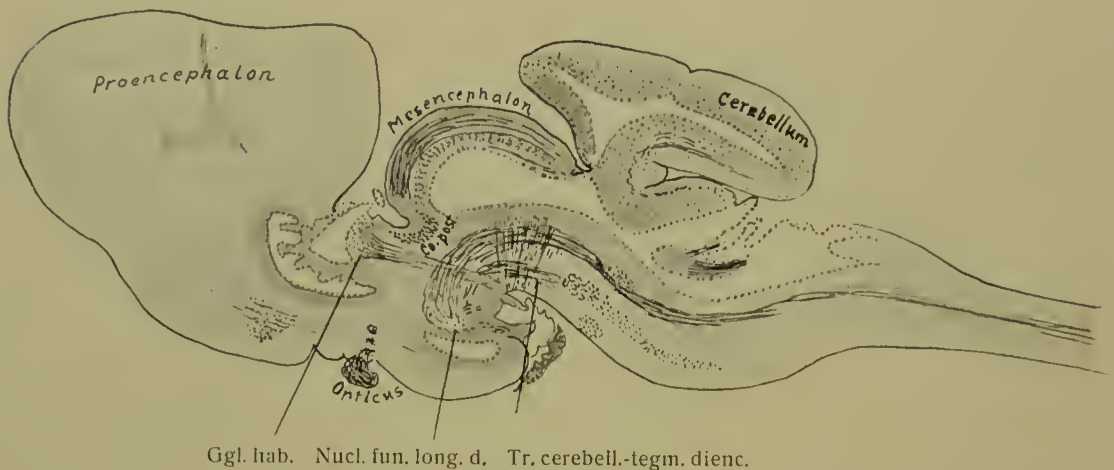


Fig. 194.

Scyllium. Sagittalschnitt nahe der Mittellinie.

Der Tractus strio-thalamicus ist meist von einigen großen zerstreut liegenden Zellen begleitet, die man nach ihrer Lage als Nucleus entopeduncularis bezeichnen könnte.

Im eigentlichen Körper des Thalamus liegen, nicht ganz scharf geschieden, ein Ganglion dorsale und ventrale, das letztere etwas caudaler. Die aus dem Rückenmarke und der Oblongata aufstrebenden Faserzüge scheinen in diesen Kernen zu enden, die wir vorläufig als Spino-bulbarkerne des Thalamus bezeichnen wollen. Der ventrale Kern liegt der zerstreuten Zellmasse, welche den Hypothalamus erfüllt, enge an. Unsere Technik reicht nicht aus die Faserbeziehungen der meist marklosen außerordentlich feinen Bahnen hier völlig klar zu stellen. Man kann nur sagen, daß im caudalen Abschnitte des Hypothalamus ein wichtiger Vereinigungspunkt sein muß, denn hierher ziehen außer den Bahnen aus dem Riechapparate und dem Nucleus anterior thalami noch die allermeisten Fasern des Tractus strio-thalamicus aus dem Vorderhirne. Hier endet aber auch ein ungekreuzter und etwas weiter dorsal ein

gekreuzter Zuzug aus dem Kleinhirne, s. Fig. 194, der Tractus cerebello-tegmentalis diencephalicus. Aus einem Kerne, der im caudalen Abschnitte des Thalamus dicht über dem Hypothalamus liegt, entspringt — oder endet gekreuzt — der meist kräftige Faserzug, welcher jederseits den Saccus vasculosus innerviert. Tractus sacci vasculosi. Er ist weithin immer dicht unter dem Epithel zu verfolgen und scheint aus dessen Ausläufern hervorzugehen — Johnston, Kappers. Bei Hexanchus ist er dicker als der Oculomotorius und mit bloßem Auge bequem zu verfolgen.

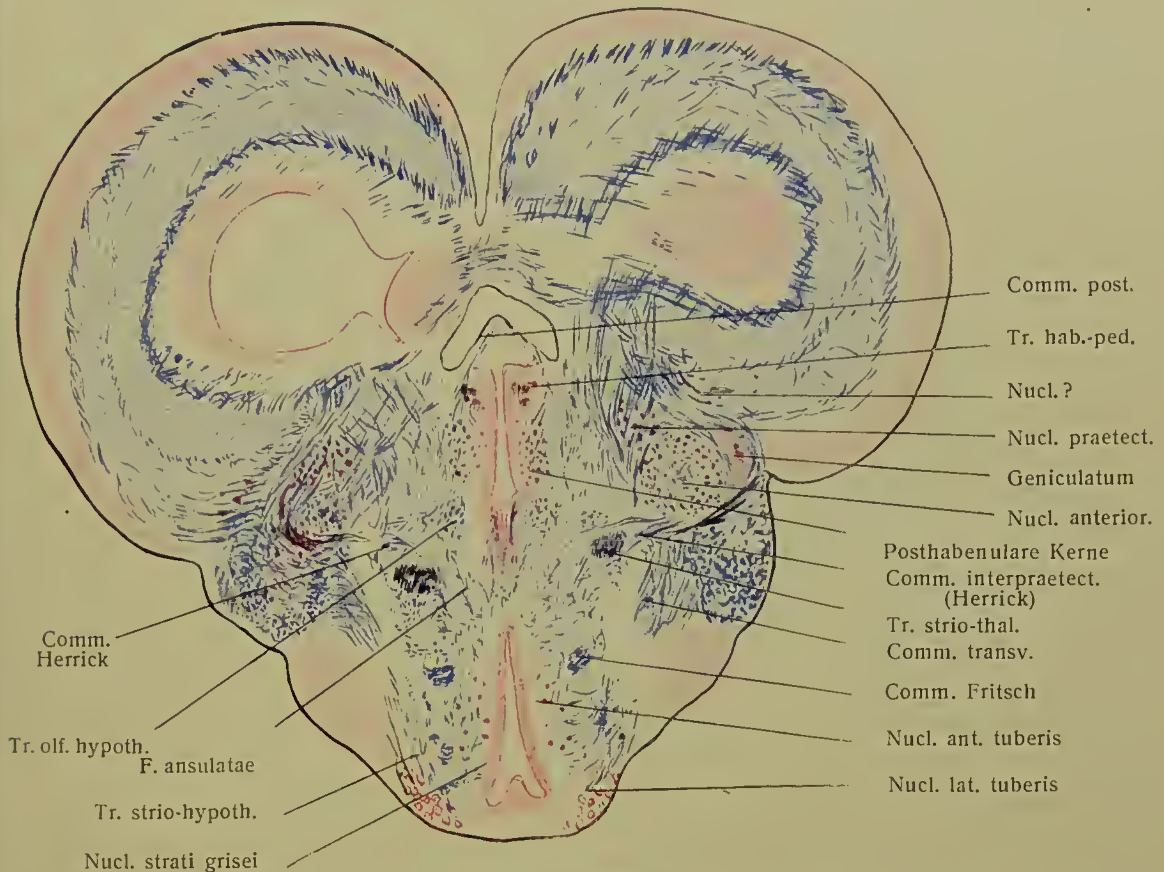


Fig. 195.

Frontalschnitt durch das Mittelhirndach (oben) und das Zwischenhirn (unten) von Cyprinus auratus, nach Goldstein.

In der Mittellinie liegt beiderseits direkt unter dem Ventrikelgrau eine nahe dem Hirnstiel geeinte Masse großer Zellen, der Nucl. magnocellularis strati grisei. Seine Faserbeziehungen sind unbekannt.

Der Thalamus der Knochenfische ist im Vergleich zu den bisher geschilderten Typen mehr differenziert. Denn es haben sich überall deutliche Kerne ausgebildet, zu denen Faserzüge bequem verfolgt werden können. Sind auch im wesentlichen die gleichen Anordnungen bei Selachiern schon gegeben, so erkennt man doch bei den Teleostiern, daß sie geschlossener, reicher an Zellen sind, daß weniger zerstreute Zellen auftreten.

1. Hinter der Commissura anterior des Vorderhirnes beginnt im centralen Grau, das den Ventrikel beiderseits auskleidet, ein großer Kern multipolarer mächtiger Zellen, die so angeordnet sind, daß sie an der Innenwand des Gehirnes jederseits wie eine dünne Platte aufrecht stehen. Diese Platte, der Nucleus magnocellularis strati grisei, Fig. 233, reicht bis weit in den Thalamus hinein, sie ist etwa so lang wie die Distanz der Commissur von dem Chiasma. Es entspringt aus ihr ein rückwärts ziehender Faserzug, den ich unter den Ganglien des Epithalamus verschwinden sehe.

2. Als Nucleus parvocellularis strati grisei kann man einen Kern bezeichnen, der den eben genannten vorn, hinten und ventral umfaßt. Seine Faserbeziehungen sind unklar. Doch erkennt

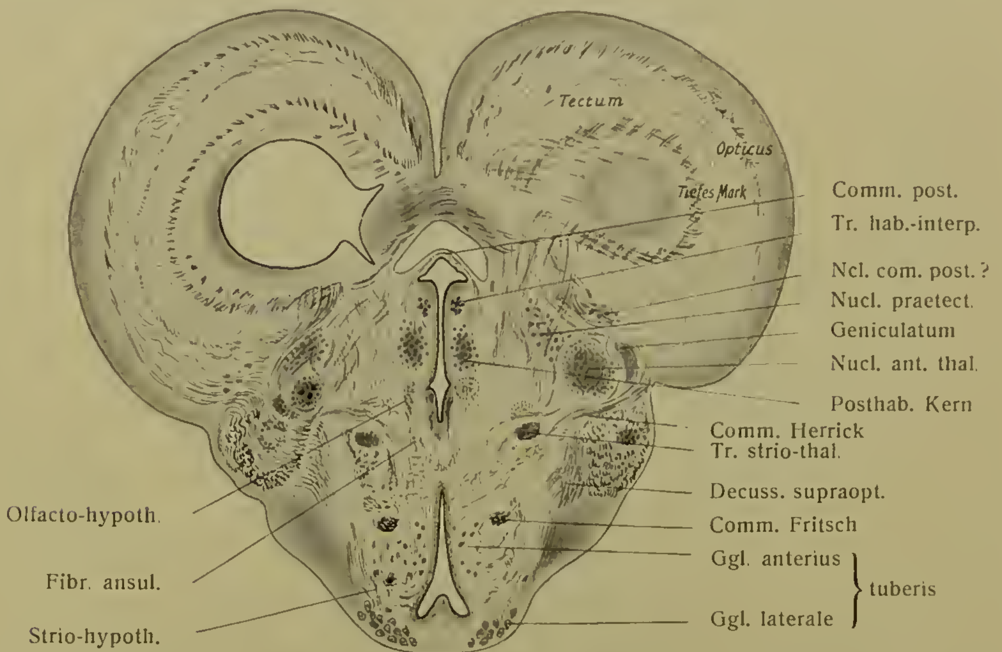


Fig. 196.
Cyprinus auratus. Die Ganglien des Hypothalamus.

man, daß in der Gegend des Chiasma ihn ventral Fasern verlassen, die da auf die andere Seite treten.

3. Da, wo ganz frontal am Thalamus der Tractus opticus aus dem Mittelhirndache heruntertritt, liegt zwischen ihm und der Substanz des Epithalamus eine Reihe unregelmäßiger Anhäufungen nervöser Substanz, die zuweilen zu einer Platte vereinigt sind. Nach ihrer Lage und weil Opticusfasern, wenige nur, in sie eintauchen, wird sie als Corpus geniculatum laterale anzusehen sein.

4. Der Nucleus anterior, Fig. 196, unter und lateral von dem Corpus habenulae beiderseits mit großen Zellen liegend, entsendet einen mächtigen Faserzug, der das ganze Zwischenhirn caudalwärts durchmißt und in der lateralen Wand des Recessus mamillaris hypothalami endet, den Tr. thalamo-mamillaris. Fig. 198, 199.

5. Die spino-bulbären Endkerne, Zellgruppen, welche die aus dem Rückenmarke und der Oblongata aufsteigende Schleife, den Tractus spino- et bulbo-thalamicus aufnehmen, zerfallen in eine dorsale Gruppe, Nucleus dorsalis-thalami, und eine ventrale, den Nucleus ventralis-(rotundus d. Autt.). Beiden liegen noch bisher nicht genügend studierte kleinere Nebenkerne an. Die Kerne nehmen aus dem Vorderhirne Fasern des Tractus strio-thalamicus auf, oder entsenden solche dahin, das ist unsicher. Sie sind aber jedenfalls die Aufnahmestätten für den Tractus, welcher aus dem Rückenmarke und der Oblongata hier herauf steigt, denn man kann seine Fasern hier aufsplittern sehen, auch keine Züge mehr weiter frontal verfolgen. Ganz sicher ist das für den dorsalen Kern, der ventrale liegt in solchen Fasermassen eingebettet, daß, so lange keine Degenerationsbilder vorliegen, die Beziehung zu dem Tractus spino-thalamicus unsicher bleibt. In diesem Nucleus rotundus aber scheint das S. 184 erwähnte Faserbündel, aus dem Tectum opticum, zu enden. Dieser Tractus tecto-thalamicus sammelt sich an der lateralen Seite des Ganglions zu kräftigen Zügen, welche etwa in der Richtung des Opticus und unter diesem dem Mittelhirndache zustreben, in dem sie verschwinden. Beide Kerne sind auch mit dem Hypothalamus durch einige Fasersysteme verbunden, die später zu besprechen sind.



Fig. 197.

Aus einem Horizontalschnitte durch den Hypothalamus von Barbus, nach Goldstein.

Caudal und dicht über dem Hypothalamus liegt der Nucleus ruber tegmenti. In ihm endet kreuzend der Tractus cerebello-tegmentalis mesencephalicus, den wir früher kennen gelernt haben. Fig. 200.

Dazu kommt noch dicht unter dem Opticus ventral der Nucleus des Ganglion opticum basale, ein Körper, dessen bei der Betrachtung des Opticusursprunges bereits gedacht ist.

Den Thalamusganglien liegen ganz direkt ventral diejenigen des Hypothalamus an. Es ist oben schon erwähnt, wie mächtig dieser sonst kleine Hirnteil bei den Teleostiern ausgebildet ist.

Seite 197 sind bei der Schilderung der äußeren Form des Lobus hypothalami die Lobi laterales getrennt worden von einem Lobus medius, der selbst wieder caudal zwei laterale und eine mediale Aus-

stülpung hat. Diese Hirnteile, ganz besonders die großen Lobi laterales sind nun im wesentlichen Endstätten für ungeheure Kleinhirnbahnen, Fig. 116. Sie sind dann durch dicke Faserzüge mit dem Thalamus verknüpft und in ihrem frontalsten dicht hinter dem Chiasma liegenden Abschnitte von mancherlei Kreuzungsfasern durchzogen — Decussationes post- et supraopticae.

Der Lobus medius enthält frontal das Ganglion anterius tuberis, der Lobus lateralis ein ebensolches Ganglion laterale und in seiner Hinterwand das Ganglion posterius tuberis. Das erstgenannte und das letzte sind mit dem der anderen Seite durch Commissuren verbunden und alle drei, besonders das Ganglion posterius, nehmen

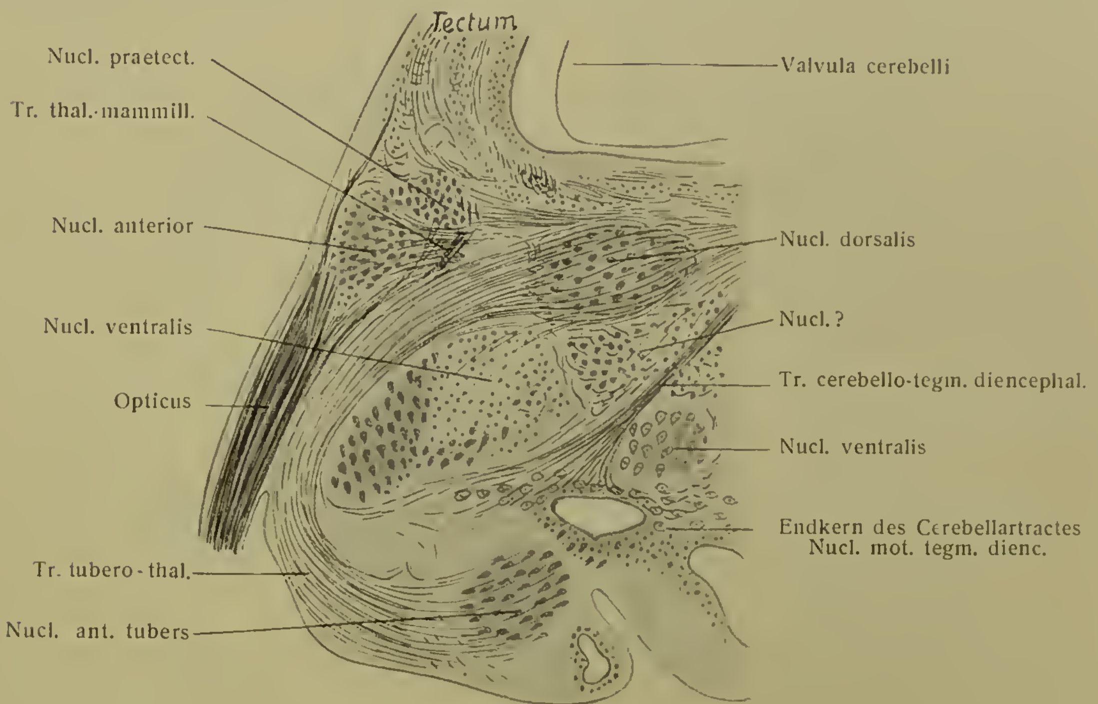


Fig. 198.
Aus einem Sagittalschnitte durch den Thalamus von Cyprinus auratus.

Faserzüge aus dem Corpus striatum des Vorderhirnes — Tractus strio-hypothalamici auf. Aus dem Ganglion anterius stammt bei vielen Knochenfischen ein mächtiger Faserzug, der sofort nach seinem Ursprung an die Frontalwand des Lobus medius tritt und hier dorsalwärts zieht, um dann sich in die Gegend des Nucleus dorsalis thalami einzusenken — Tractus tubero-thalamicus. Fig. 198. Die Tuberganglien sind nicht scharf von einander geschieden.

Das Ganglion posterius liegt mitten in zahlreichen Kreuzungsbahnen, so daß es heute nicht möglich ist, seine Faserbeziehungen näher zu ermitteln. Ihm liegt medial ein eigenartiger Kern an, das Ganglion sacci vasculosi. Der Saccus vasculosus erhält nämlich jederseits einen Nerven. Dieser Tractus sacci vasculosi stammt aus dem erwähnten Ganglion oder endet da. Ebenso bekommt die Hypo-

physe Nerven, die sogar bei vielen Teleostiern markhaltig sind. Sie stammen aus der Gegend des gleichen Ganglions oder aus weniger lateral gelegenen Regionen. Ein Teil ihrer Fasern kreuzt.

Die verschiedenen Ganglia des Lobus medius kommen nach ihren Verbindungen auch den übrigen Vertebraten zu, sie wiederholen sich da, abgesehen von dem Ganglion sacci vasculosi, das nur bei den Fischen gefunden wird, in etwa gleicher Weise. Anders aber ist

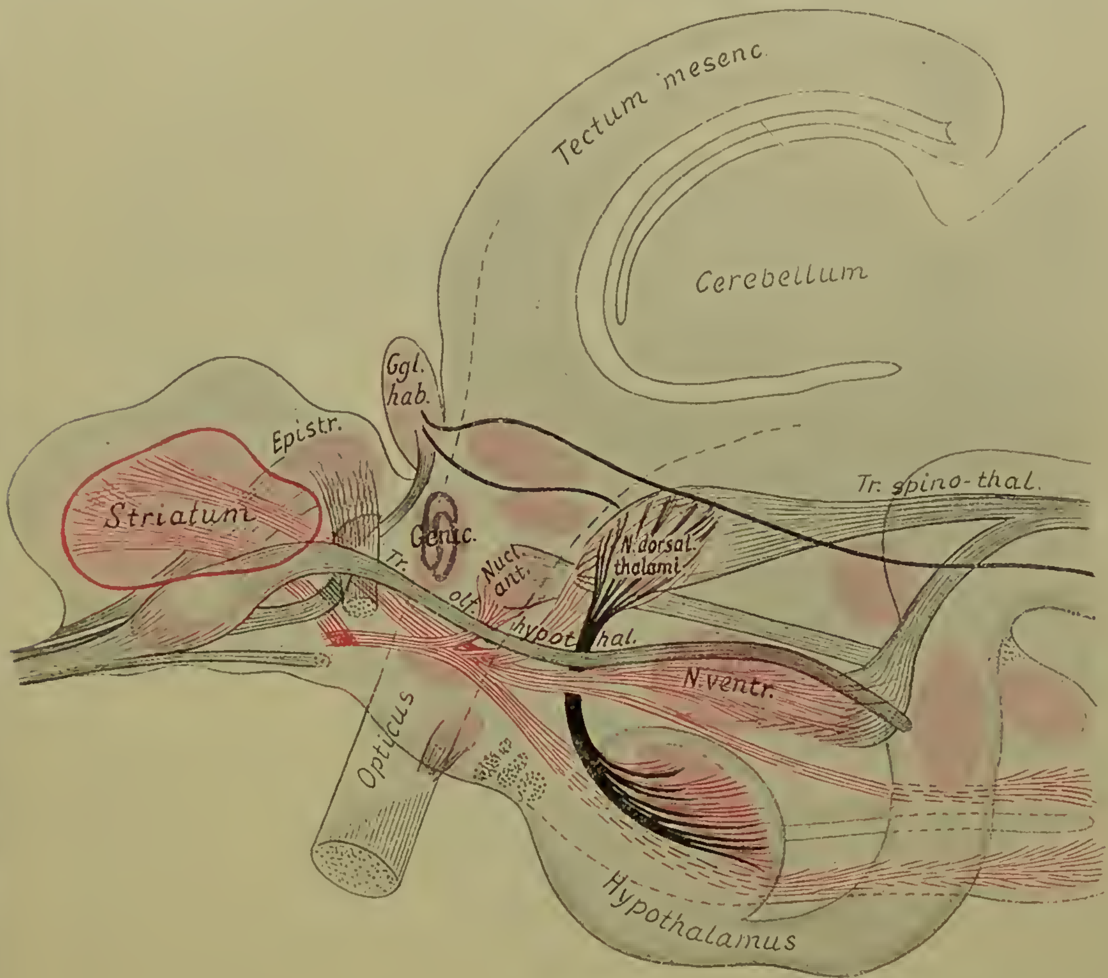


Fig. 199.

Schematische Darstellung einiger Faserzüge und Ganglien im Thalamus und Hypothalamus von Barbus fluviatilis, nach Goldstein. Kleinhirnverbindungen weggelassen. Vergl. für diese Fig. 116.

es mit den Lobi laterales des Hypothalamus. Diese sind nur bei den Selachiern und Teleostiern so entwickelt, schon bei den Ganoiden sind sie unansehnlich. Und nur bei den Teleostiern sind ihre Verbindungen starke mächtige Faserzüge.

Die Lobi laterales sind Aufnahmestätten für mächtige Bahnen, nicht nur aus dem Vorderhirn, sondern ganz besonders für solche aus dem Kleinhirne, und dem Ganglion isthmi. Sie haben schon in der 11. Vorlesung erfahren, welch mächtiges Gebilde das Kleinhirn der Teleostier ist. Damals interessierten uns wesentlich sein Eigenapparat

und seine Beziehungen zu den sensiblen Nerven. Jetzt werden Sie erkennen, wie gering relativ die Rückenmark- und die Oblongataverbindungen sind, wenn man sie mit denjenigen zum Lobus lateralis hypothalami vergleicht und zu dem Schlusse kommen, daß die einzigartige Entwickelung dieses Hirnteiles wohl eine Folge der einzigartig mächtigen Ausbildung des Kleinhirnes ist. In beiden Laterallappen liegen weithin zerstreut zwischen Ependym der Ventrikel und Oberfläche größere und kleinere Zellen, der Nucleus diffusus lobi



Fig. 200.

Horizontalschnitt durch den Hypothalamus von Salmo trutta, nach Goldstein.

lateralis der etwas medialer und dorsaler in eine aus größeren Zellen zusammengesetzte Kerngruppe übergeht. In beiden Kernen findet man ein ungeheures Netz, das ausschließlich gebildet wird von den Fasern des hierher aus dem Kleinhirne herabziehenden Tractus cerebello-hypothalamicus.

Hier endet aber auch ein schon sehr früh markhaltig werdendes, also wohl dem Embryo schon dienendes Bündel aus dem Ganglion isthmi, der Tractus isthmo-hypothalamicus. Dorsalwärts steht der ganze Lobus lateralis durch feine Fasern mit dem Nucleus ventralis thalami in Verbindung.

Der Lobus posterior entwickelt in seiner lateralen Wand das zum Lobus lateralis hinüber leitende Ganglion mamillare, einen rundlichen Körper, welcher den oben erwähnten Zug aus dem Nucleus anterior thalami, den Tractus thalamo-mamillaris aufnimmt.

Welche Ganglien den Lobi inferiores der Knochenfische bei den anderen Vertebraten homolog sind, das wissen wir noch nicht. Die enge Beziehung dieser großen Gangliencomplexe zum Kleinhirne, das bei eben denselben Tieren besonders hoch entwickelt ist, gibt vielleicht einen Fingerzeig für ihre physiologische Würdigung. Das Experiment hat sich bisher noch nicht mit ihnen beschäftigt.

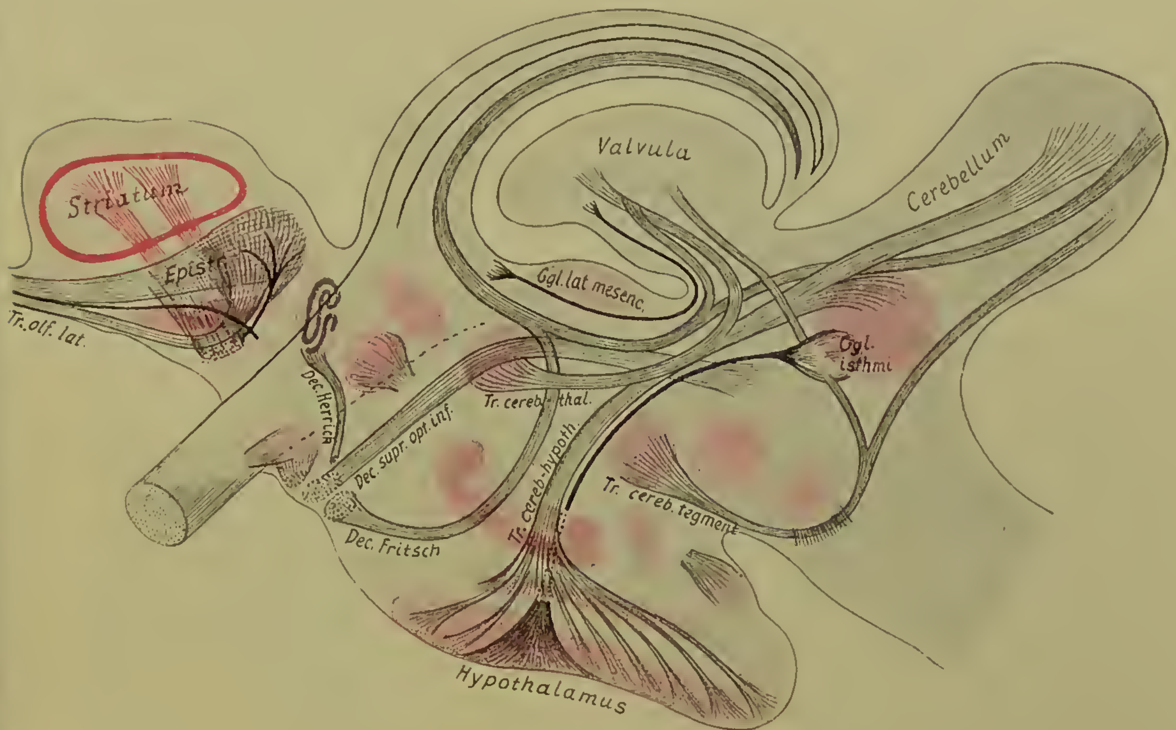


Fig. 201.

Die Kerne des Thalamus und Hypothalamus von Barbus fluviatilis. Die Kleinhirnbahnen und die Commissuren.

Man muß schon zu dem einfachen Thalamus der Amphibien wieder zurückgehen und die durch die Entwickelung des Hypothalamus bei den Fischen gegebene eigenartige Entwickelung vergessen, wenn man sich die Gebilde im Zwischenhirne der Reptilien irgendwie ordnen will. Hier gewinnt nun auch die bei diesen Tieren erst voll entwickelte Rinde des Pallium Anschluß an das Zwischenhirn und damit ändern sich die Verhältnisse, besonders bei den Vögeln, wesentlich.

Der Epithalamus bietet gar nichts, was ihn wesentlich von dem gleichen Abschnitte bei den niederen Vertebraten unterschiede, er ist auch in der vorigen Vorlesung ausführlicher behandelt.

Der Nucleus anterior mit dem aus ihm entspringenden Tractus zum Corpus mamillare, dem Tractus thalamo-mamillaris, ist

uns schon bei den Fischen begegnet. Wahrscheinlich mit dem Nucleus rotundus der Fische identisch ist der Nucleus rotundus, der an allen Frontalabschnitten zunächst auffällt. Er nimmt manchmal fast die Hälfte des ganzen Querschnittes ein. Ganz wie bei den Fischen endet hier ein Tractus thalamo-tectalis und ganz wie dort enden oder entspringen hier mächtige Züge aus dem Striatum, die Tractus strio-thalamici. Jedenfalls sieht man massenhafte von vorn kommende Faserzüge mit sehr feinen Endpinseln um die großen Zellen des Kernes — Eidechse, Golgipräparate — aufsplittern. Die Masse des

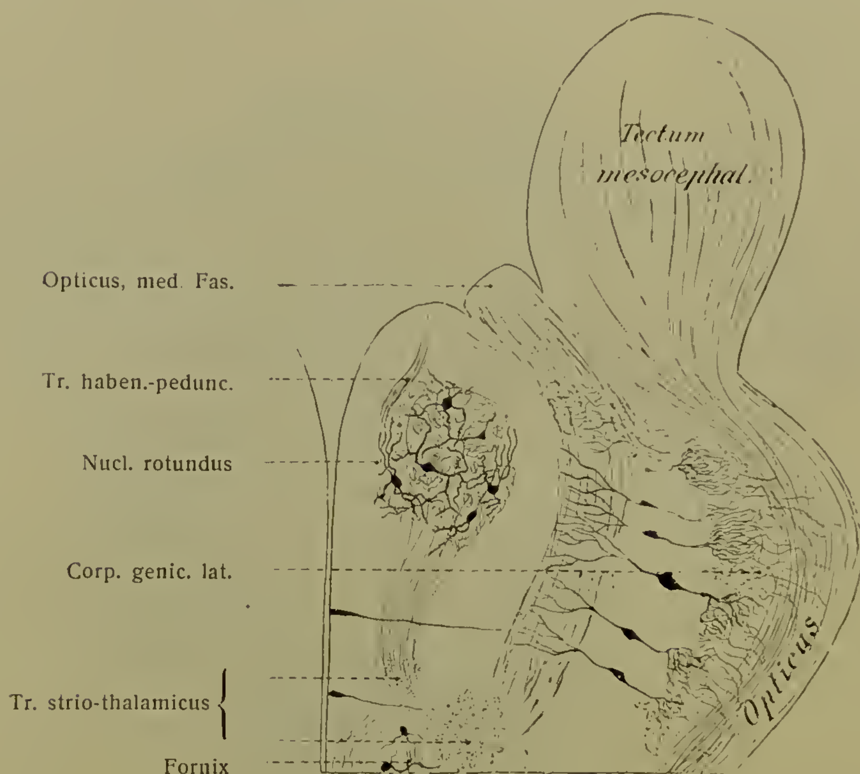


Fig. 202.

Frontalschnitt durch den dorsalen Abschnitt des Thalamus opticus der Blindschleiche, Anguis fragilis. Golgibehandlung.

Tractus strio-thalamicus teilt sich ganz vorn am Thalamus in eine ganze Anzahl Einzelbündel. Jedes der Thalamusganglien bekommt solche, auch der Hypothalamus und ein Rest zieht weiter caudal, um innerhalb der basalen Mittelhirnfaserung der Verfolgung bis jetzt verloren zu gehen. Vergl. namentlich Fig. 158.

Ob der Nucleus rotundus, dessen überaus charakteristisches Aussehen an allen Schnitten durch das Reptiliengehirn, Fig. 158, 202, 203, sichtbar wird, von hinten her Tractus spino-thalamici erhält, ist nicht sicher. Wohl aber enden solche in einem anderen Kerne, der ihm caudal und medial anliegt, dem Nucleus ventralis.

Der Nucleus ventralis ist eine über die ganze Breite des Thalamus gelagerte Masse zerstreuter Zellen — Nucleus diffusus habe ich ihn

deshalb früher genannt. Zu ihm treten von vorn her die Fasern des Strio-thalamicus, von hinten her gelangt bis auf seine Höhe die Faserung der Tractus spino- et bulbo-thalamici. Die Kernmassen der rechten und der linken Thalamushälfte fließen bei den meisten Reptilien über die Mittellinie hin zusammen zu einer mächtigen Massa intermedia, Commissura mollis der Säuger. Hier liegt bei den Krokodiliern, Schildkröten und Schlangen ein mächtiger Kern, der Nucleus reuniens, Fig. 203, dessen Faserbeziehungen noch nicht klar sind. Er empfängt jedenfalls Züge aus dem Striatum und entsendet Fasern lateralwärts. Der Kern der Medianlinie ist nicht scharf abgegrenzt.

Mitten zwischen all diesen Ganglien enden die von hinten kommenden Tractus bulbo- et spino-thalamici, ohne daß es bis jetzt möglich ist, gerade den einen oder den anderen Kern als specielle Endstätte zu bezeichnen. Fig. 203, Rad. thalam.

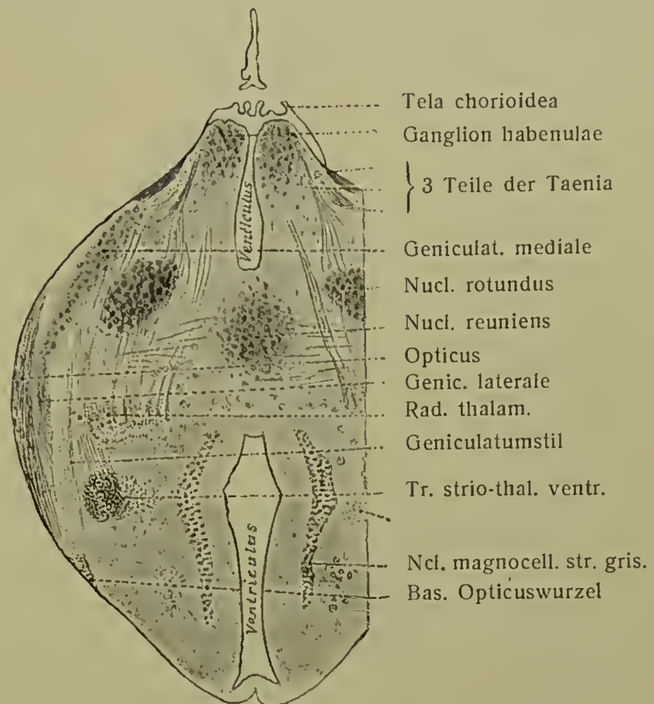


Fig. 203.
Frontalschnitt durch den ganzen Thalamus opticus von Alligator lucius, junges Tier.

Das centrale Höhlengrau, welches den Ventrikel von dem caudalen Abschnitt der Commissura anterior ab auskleidet, enthält regelmäßig einen mächtigen, in seinen Faserbeziehungen noch nicht näher studierten Kern, den Nucleus magnocellularis strati grisei. Wir sind einem ganz ähnlichen mit den gleichartigen großen multipolaren Zellen an gleicher Stelle schon bei den Fischen begegnet.

Der Hypothalamus ist nur klein im Verhältnis zu dem der Fische. Von ventralen Aussackungen besteht hier nur der Lobus infundibuli. Ihm schließt sich jederseits dorsaler je ein kleiner Lobus mamillaris an. Das dadurch entstehende Corpus mamillare an der caudalen Hirnbasis nimmt von vorn her ganz wie bei den Fischen einen Zuzug aus dem Nucleus anterior thalami auf. Aber es erhält noch einen neuen Zufluß, Faserbündel nämlich aus der Rinde des Gehirnes. Wir werden diese Tractus cortico-mamillares, den Fornix der Säuger, beim Großhirn noch näher zu behandeln haben. Hier sei nur mitgeteilt, daß ihre Züge selbst bei großen Reptilien noch dünn

die ganze Länge des Thalamus von oben vorn nach hinten unten ziemlich in der Mittellinie durchziehen und daß sie sich ventral in die Mamillaria einsenken. Auf ihrem Wege können sie leicht mit den ganz ebenso dahinziehenden Fasern des Tractus thalamo-mamillaris und mit den etwas medialer liegenden des Tractus habenulo-peduncularis verwechselt werden, Fig. 158, das frontalste der 3 dorso-ventralen Bündel.

Direkt lateral von dem Corpus mamillare liegt bei den Reptilien besonders gut ausgebildet, das S. 182 beschriebene großzellige Ganglion opticum basale, aus welchem die basale Opticuswurzel stammt,

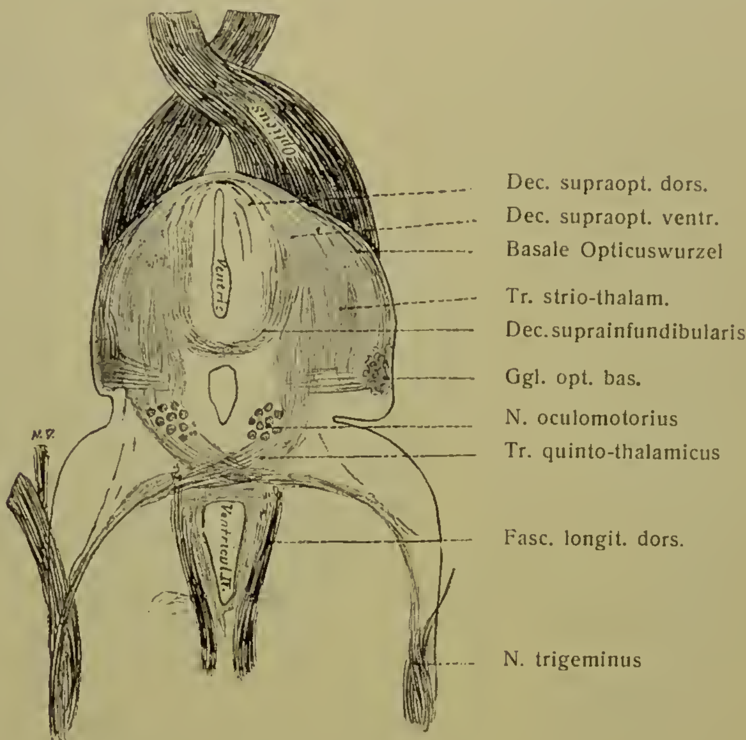


Fig. 204.
Eidechse. Horizontalschnitt durch den Hypothalamus, das Chiasma und die Oblongata.

Fig. 204. Es enthält ziemlich große Zellen und entsendet jederseits einen Zug dicker Nervenfasern, der den Hypothalamus außen umschlingt, um vor demselben, direkt hinter dem Chiasma N. opticorum mit dem gleichen Zuge der anderen Seite zu kreuzen. Diese basale Opticuswurzel liegt mit dem größten Teile ihres Verlaufes dem Tractus opticus ventral als wohlgesondertes Bündel, Fig. 134, 158, an. Aus den gleichen Kernen ziehen Fasern direkt medialwärts, andere dorsal.

Über die ganze Außenseite des Thalamus zieht der Sehnerv dahin. Unter ihm, also auf dem Thalamus liegt die langgestreckte Platte des Corpus geniculatum laterale. Sie ist Fig. 202 und 203 abgebildet. Im Geniculatum endet ein Teil des Sehnerven mit mächtiger Aufsplitterung, und mitten in diese Faserung tauchen die Dendriten lang-

gestreckter Doppelpyramiden. Das mediale Ende dieser Pyramidenzellen splittert auf in einem Zuge, der wahrscheinlich auch dem optischen Systeme angehört, der Stilus corp. genic. Fig. 202. S. auch S. 181.

Der Thalamus der Vögel ist weit komplicierter gebaut als der der Reptilien. Nicht nur haben sich neue Kerne abgesondert, es haben auch die bei den anderen Tieren vorkommenden Kerne neue Verbindungen, zumal solche mit dem Großhirne erhalten. Da bei den Vögeln das Mittelhirndach so enorm ist, daß es sich an den beiden

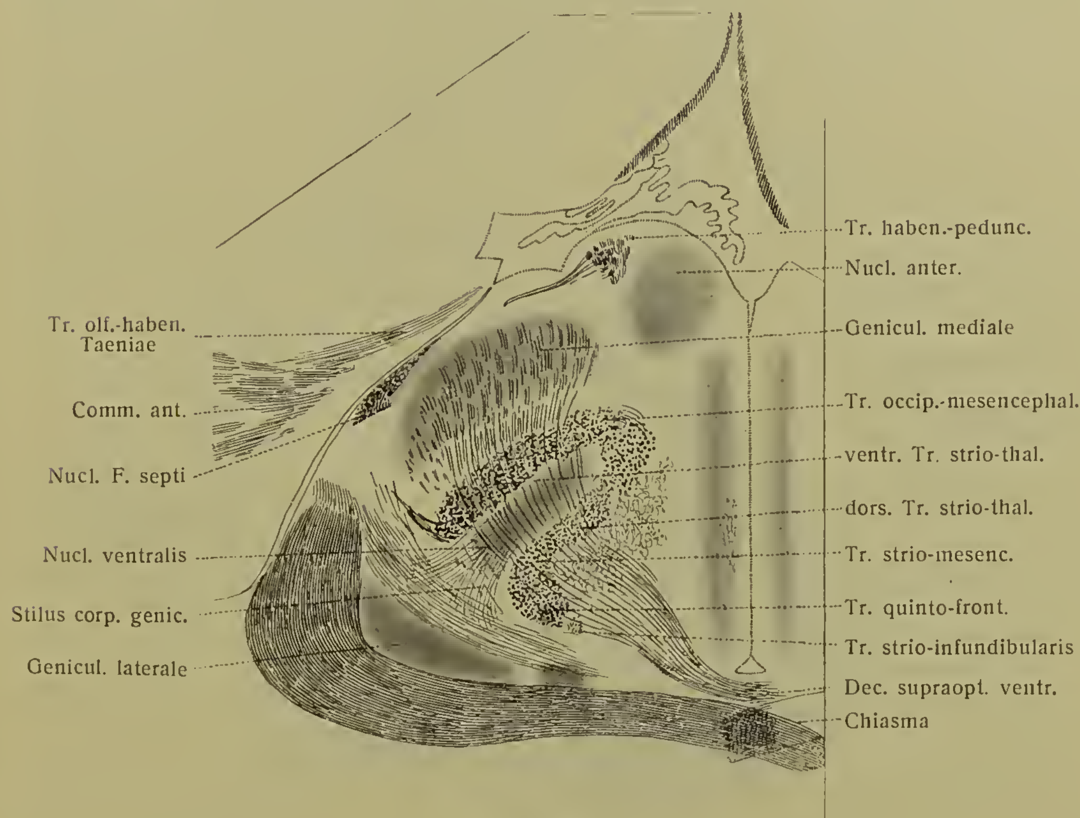


Fig. 205.

Frontalschnitt aus dem Thalamus des Huhnes. Leicht schematisiert.

Außenseiten des Zwischenhirnes mit diesen verschmelzend anlegt, so wird das Gesamtquerschnittbild des Vogel-Thalamus wesentlich verändert und dadurch auch das Erkennen der einzelnen Kerne erschwert. Glücklicherweise sind wir hier wenigstens für einen Teil der Kerne und Faserzüge nicht mehr auf die Querschnittsbilder allein angewiesen, es war möglich, manche der Thalamusgebilde degenerativ zu studieren.

Ein ganz frontaler Schnitt, wie ihn Fig. 205 abbildet, weist noch vieles vom uralten Thalamusbestand auf. Der Nucleus magnocellularis und der Nucleus parvocellularis im Stratum griseum dicht unter dem Ventrikelepithel sind uns schon seit den Teleostiern begegnet. Auch das Geniculatum laterale unter dem Opticus und der dorsal hier eben sichtbar werdende Nucleus

anterior mit dem Tractus thalamo-mamillaris sind eben daher schon bekannt. Neu erscheinen auf Fig. 205 drei Kerne. Ein sehr großer lateral liegender, aus welchem viele Fasern der Decusatio supraoptica inferior stammen, charakterisiert sich eben durch diese Faserung als Geniculatum mediale.

Lateral von ihm an der Außenseite des Thalamus ein kleiner länglicher Kern ist einer der Aufnahmekerne für das Scheidewandbündel, dessen Querschnitt ihm außen anliegt — Nucleus Fasciculi septi. Dann erscheint zwischen den bei Vögeln besonders mächtigen Einstrahlungen aus dem Großhirne, die schon im frontalen Thalamus

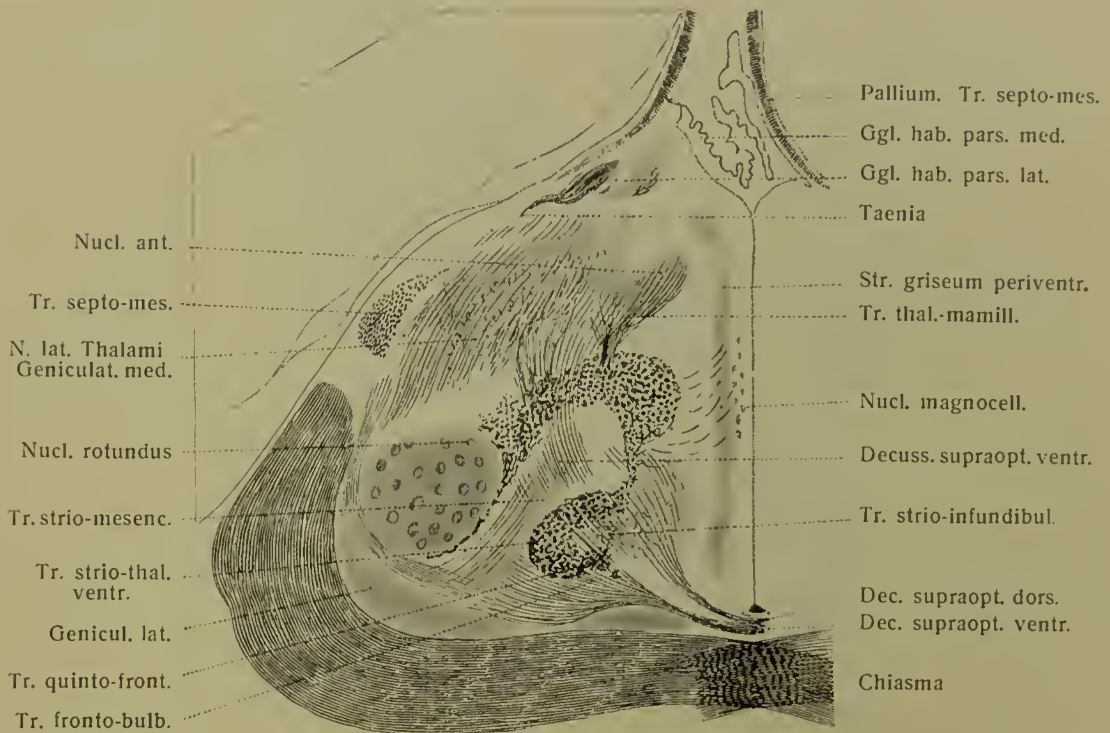


Fig. 206.

in eine ventrale und eine dorsale Abteilung zerfallen, ein ventraler Kern, der caudalwärts — auf den Abbildungen nicht mehr speciell bezeichnet — noch breiter wird. In ihm enden wahrscheinlich die Tractus spino-bulbo-thalamici. Wenigstens sind sie anatomisch — bisher nicht degenerativ — bis in sein Grau zu verfolgen. So lange diese lösbare Frage nicht sicher gelöst ist, muß der Name Nucleus ventralis homolog dem bei anderen Tieren so bezeichneten Kern ein provisorischer bleiben. Ebenfalls zu den bereits bei niederen Vertebraten vorhandenen Kernen gehört der Nucleus rotundus mit seinen großen Zellen, der auf Fig. 206 und 207 sichtbar wird. Ganz wie bei den Reptilien bekommt er auch hier einen mächtigen Faserzug aus dem Tectum opticum. Fig. 208 sichtbar. Der Kern hat nach hinten keulenförmige Gestalt und mit dem Stiele der Keule zieht auch

ein Teil des sonst lateral vom Kern gesammelten Tectumbündels zum Mittelhirn. Die Lage dort, dicht über dem ventralsten Opticusabschnitt s. Fig. 164.

Ganz neu ist bei den Vögeln eine Gruppe großer dorsal liegender Kerne, die caudal vom Geniculatum mediale beginnt. Man kann nach dem verschiedenartigen Aussehen der Zellen eine frontale von einer caudalen Gruppe in diesem Nucleus dorsalis abscheiden. Diese Kerne, namentlich der caudalere, liegen schon so weit im Mittelhirn, daß sie nicht scharf von den Kernen der Mittelhirnhaube wenigstens caudal zu trennen sind.

Die mächtigen Züge, welche Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn verbinden, sind überall von größeren Zellen begleitet, deren Gesamtheit

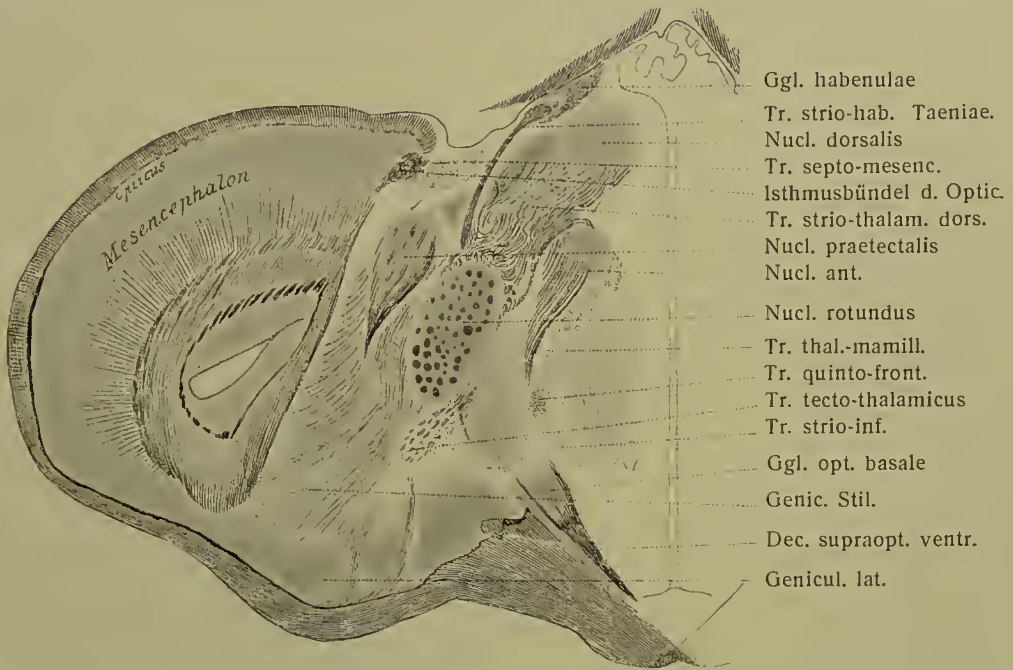


Fig. 207.

als Nucleus endopeduncularis bezeichnet sein mag. Teile dieses „Kernes" reichen mit den Fasern weithin in die Mittelhirnbasis hinab.

In alle Thalamuskerne außer in die ganz lateral liegenden, das Geniculatum laterale und mediale und in den Kern des Scheidewandbündels gelangen Fasern aus dem Großhirn. Die Degenerationsmethode hat aber ergeben, daß bei Anstechen des Thalamus auch Fasern hirnwärts entarten. Solche enden dann in der Rinde und im Stammganglion. Damit ist ein Verhältnis aufgetreten, dem wir in voller Ausbildung bei den Säugern erst begegnen. Die im Thalamus anlangenden Bahnen zum Nucleus ventralis aus den sensiblen Endstationen im Rückenmarke und in der Oblongata können durch Vermittlung dieses Kernes ihre Receptionen bis in das Großhirn gelangen lassen.

Der Hypothalamus ist bei den Vögeln nur gering ausgebildet. Immerhin findet man da wie bei den anderen Vertebraten, jederseits ein Corpus mamillare und lateral von ihm ein Ganglion opticum basale. Im ersteren endet der wiederholt erwähnte Tractus thalamo-mamillaris. Auch endet da ein aus der Oblongata kommender Faserzug — Pedunculus mamillaris, der uns schon bei den Selachiern begegnet ist.

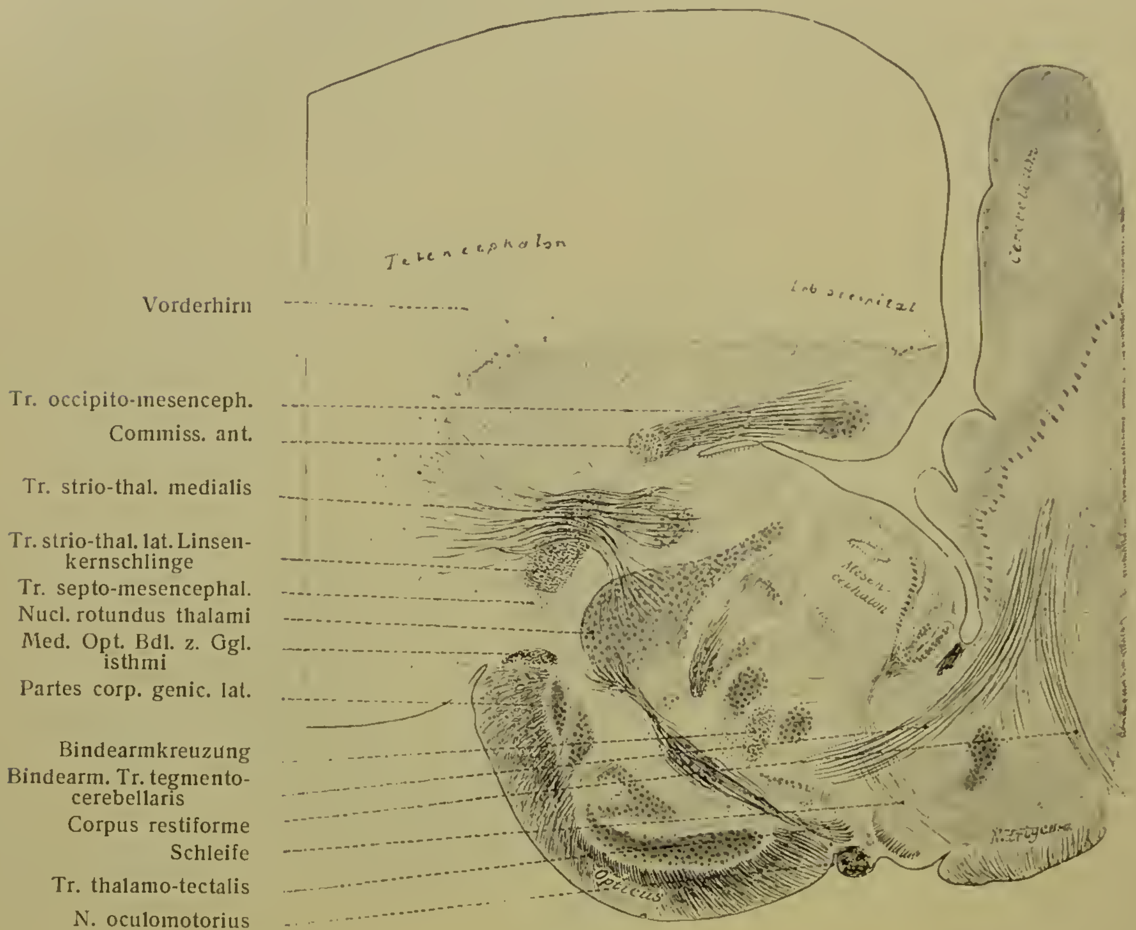


Fig. 208.

Sagittalschnitt durch den Thalamus opticus von Columba domestica. Haematoxinfärbung.

Das Ganglion opticum basale, Fig. 207, ist mächtig entwickelt und erhält einen starken Zug aus dem gekreuzten Auge. Am Gehirne einer einseitig des Auges beraubten Taube sehe ich deutlich, daß dieses Ganglion außer seinem innerhalb des Opticus sich zerstreuenden Retinalteile einen geschlossenen Zug in die Gegend des andersseitigen Ganglions schickt. Dicht neben diesen Ganglien enden in der Haube die Züge aus dem Cerebellum, Fig. 208.

Übersicht über die Thalamuskerne.

Nun, nachdem so vielerlei einzelne Befunde aus den verschiedensten Klassen geschildert sind, ist die Frage zu beantworten, wie weit bestehen heute bereits erkennbare Übereinstimmungen?

Wir dürfen im Thalamus ein großes Centrum erblicken, daß durch Eigenzüge in sich geschlossen, zwischen einen wichtigen Teil des Großhirnes und fast alle anderen Hirnteile eingeschaltet ist.

Daß die Thalamusganglien sich aus dem anscheinend nicht speciell differenzierten Grau, das bei den Amphibien den Ventrikel umgibt — Haubengrau wollen wir es nennen — differenzieren und daß dieser Differenzierungsproceß ein verschiedenartiger für verschiedene Klassen ist, das unterliegt keinem Zweifel. Auch bei Myxine und Petromyzon existieren noch keine einigermaßen abgeschlossenen Ganglien. Aber bei allen drei Tierarten erkennt man, was dann durch die ganze Tierreihe bis hinauf zu den Säugern wiederkehrt, daß im Thalamus von hinten her kommende Faserzüge enden; daß Rückenmark und Oblongata hierher Züge senden und daß aus dem Basalganglion des Vorderhirnes von frontal her Fasern, Tractus strio-thalamici in den Thalamus einstrahlen.

Der Thalamus ist danach in der ganzen Tierreihe eine Endstation für sensible Receptionen und diese Endstation ist mit dem Vorderhirne verbunden.

Ebenfalls fast vollkommen durchgehend ist eine an der lateralen Seite des Thalamus gelegene Endstation für den Opticus, das Geniculatum laterale. Wo es markhaltige Fasern enthält, ließ sich fast immer nachweisen, daß es einen Zug in die Gegend des caudalen Mittelhirndaches entsendet, den Geniculatumstiel.

Für Reptilien und Vögel — möglicherweise, aber nicht sicher für Teleostier und Selachier — läßt sich ein dorso-caudal von dem Geniculatum laterale liegender Kern, das Geniculatum mediale, nachweisen. Aus ihm stammen Fasern der Decussatio supraoptica inferior, Guddensche Commissur der Säuger. Bei Säugern ist es eine secundäre Endstation von Hörnervenbahnen. Das wird wohl auch sonst seine Bedeutung sein.

Von den Selachiern bis zu den Säugern kehrt regelmäßig der Nucleus anterior thalami wieder. Er ist weniger durch seine Lage als dadurch charakterisiert, daß er ein Bündel in das Corpus mamillare sendet. Da in dem letzteren, bei Säugern degenerativ, bei niederen Vertebraten nur anatomisch nachgewiesen, immer ein Bündel aus der Gegend der Hinterstrangkerne des Rückenmarkes endet, so muß der Nucleus anterior zu dem recipierenden Apparat irgendwie gehören.

Der Nucleus rotundus thalami, welcher bei Reptilien und Vögeln sicher nachgewiesen, bei Selachiern weniger deutlich abgeschieden ist, erhält immer ein sehr kräftiges Faserbündel aus dem Mittelhirndache.

Die Endkerne für die aus dem Rückenmarke und dem Bulbus heraufziehende und sicher sensiblen Gebieten entstammende Faserung sind bei den Teleostiern nach ihrer Lage als Nucleus dorsalis und

ventralis bezeichnet worden, bei Reptilien und Vögeln ist nur der Namen Nucleus ventralis gerechtfertigt. Vielleicht wäre Nuclei spino-bulbares am besten. Diese zweifellos besonders charakteristischen Kerne sind bei den Amphibien und den Cyclostomen obgleich die betreffende Faserung da ist, noch nicht scharf differenziert, auch bei Selachiern noch nicht gut abscheidbar.

Die Corpora mamillaria liegen in den Seitenwandungen des Recessus mamillaris. Sie nehmen bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern einen Zug aus dem Nucleus anterior thalami auf, den Tractus thalamo-mamillaris. Von vorn her empfangen sie bei den Säugern und den Reptilien einen Zuzug aus der Hirnrinde, und zwar aus demjenigen Anteile, welcher als Riechfeld der Rinde bezeichnet werden muß. Dieser Zug heißt Fornix. Siehe Fig. 242. Von hinten erhalten sie den Tractus bulbo-mamillaris, den Mamillarestil der Autt., der beiderseits vom Corpus interpedunculare herabziehend, sich weiter rückwärts in den Oblongatakernen der Rückenmarkshinterstränge (Wallenberg) verliert.

Von kleineren Kernen seien als Allgemeinbesitz erwähnt, der Kern des centralen Höhlengraues und des Nucleus endopeduncularis.

Die Gesamtheit dieser Kerne, zu der vielleicht noch einige Zellgruppen, wie etwa die auf der Zwischenmittelhirngrenze liegenden Zellansammlungen für die Kleinhirnarme zu rechnen wären, kann man als uralten Besitz, als Archithalamus bezeichnen.

Wenn die Hirnrinde auftritt gesellt sich zu diesem Archithalamus der schnell viel mächtiger werdende Neothalamus.

Spuren einer fortschreitenden Entwicklung des Thalamus finden sich schon bei den Reptilien, wo aus der Hirnrinde am Stirnpole ein Zug abgeht, der, im Thalamus endend, eine direkte Rinden-Thalamusbahn herstellt. Bei den Vögeln ist derartiges schon deutlicher, und man kann erkennen, wie mit der Entwicklung einer ausgedehnteren Hirnrinde mehr und mehr Züge auftreten, welche aus dieser in die Ganglien des Thalamus einstrahlen. Bei den Säugern haben diese Tractus cortico-thalamici eine so mächtige Ausdehnung erhalten, daß ihr Complex, der Stabkranz des Thalamus, nun das mächtigste System des ganzen Zwischenhirnes ist. Mit dieser Umänderung der Faserung ist auch eine Entwicklung ganz neuer und die Hypertrophie einiger alten Kerne verbunden.

Es wäre nun sehr verlockend zu untersuchen, was aus all diesen Kernen bei den Säugern wird, aber die hier auftauchenden Fragen können bisher nur zu ganz geringem Teile beantwortet werden, weil der Säugerthalamus selbst noch zu wenig bekannt, manche der beschriebenen Kerne aber auch noch zu wenig charakterisiert sind, vor allem aber auch deshalb, weil erst bei den Säugern die Großhirnrinde innigen Anschluß an die Ganglien des Zwischenhirnes derart gewinnt,

daß jene sich so mächtig vergrößern, daß sie mit den bei niederen Vertebraten vorhandenen gar nicht direkt vergleichbar erscheinen. Immerhin kann man doch etwa das Folgende heute schon sagen:

Die Tractus strio-thalamici enden auch bei den Säugern in allen oder in der Mehrzahl der Thalamusganglien. Auch dort erreicht, ganz wie bei den niederen Vertebraten eine mächtige Bahn aus dem Bulbus und dem Rückenmarke die ventralen Thalamusabschnitte, die man auch als Nuclei ventrales zusammenfaßt. Daß der Nucleus anterior und seine Verbindung mit dem Corpus mamillare auch hier existiert, ist bereits oben erwähnt. In dem letzteren endet außer dem Tractus bulbo-mamillaris auch ein Faserzug aus dem Archipallium des Vorderhirnes, der Fornix. Von diesem sind bereits bei den Reptilien Züge da und es ist möglich, daß die Tractus olfacto-hypothalamici der Fische bereits dem gleichen Apparat zuzurechnen sind.

Corpus geniculatum laterale und mediale, dann Kerne im centralen Höhlengrau entwickeln sich auch bei den Säugern.

Für die Ganglien aber, welche hier die Hauptmasse des Thalamus bilden, für die Ganglia lateralia und das Pulvinar fehlt einstweilen noch die Möglichkeit der Herleitung aus tieferen phylogenetischen Stadien.

Aus einem in sich wenig differenzierten Hirnteile, der aus dem Rückenmarke und der Oblongata Züge aufnimmt und solche frontalwärts in das Stammganglion des Großhirnes entläßt, entwickelt sich also in immer weiter gehender Specialisierung von Einzelkernen der mächtige Gesamtapparat des Thalamus. Er differenziert bei den Fischen noch einen besonders ausgebildeten Hypothalamuscomplex, der sehr wahrscheinlich durch die enorme Kleinhirnentwicklung — Schwimmen! — veranlaßt ist, entwickelt sich aber erst bei Vögeln und Säugern ganz ungemein, weil er da Beziehungen zum Großhirnmantel knüpft, und diese Beziehungen werden dann bei den Säugern so mächtig, daß sie dem ganzen Zwischenhirn ihr Gepräge aufdrücken.

Die Physiologie haben diese merkwürdigen Verhältnisse bisher nicht interessiert. Wir wissen deshalb absolut nichts über die Funktion des Zwischenhirnes bei den niederen Vertebraten.

Anhang. Die Kreuzungen am Boden des Zwischenhirnes.

In die dünne Platte, welche den Boden des Zwischenhirnes bildet, sind an zwei Stellen Fasersysteme eingelagert, welche von der einen zur anderen Hirnseite ziehen. Die frontale Gruppe wird durch das Chiasma opticum und einige ihm dorsal und caudal anliegende Fasersysteme gebildet, die caudale liegt in der fast senkrecht zum Haubenwulst aufsteigenden Hinterwand des Hypothalamus. Nur eine Minderzahl der hier kreuzenden Faserarten ist nach

ihrem Ursprung und Ende sicher bekannt. Deshalb könnten einstweilen die Namen Decussatio und Commissura gleich gut gebraucht werden.

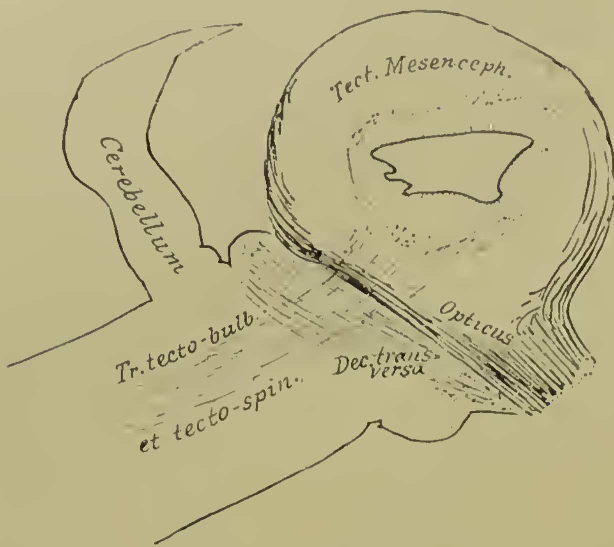


Fig. 209.

Sagittalschnitt sehr weit lateral durch das Gehirn von Varanus griseus, zeigt den Verlauf der Commissura transversa, D. supraopt. ventr. von Chiasma bis zu ihrer Endstätte.

1. Chiasmagruppe: Am weitesten ventral und frontal liegen immer die mächtigen kreuzenden Fasermassen des Sehnerven. Ich habe sie bereits S. 180 geschildert.

Etwas dorsal und wenig caudal vom Chiasma findet man regelmäßig reichliche Querzüge, die als Decussatio supraoptica ventralis auch als Commissura transversa und als „Guddensche Commissur“ bezeichnet werden. Sie stammen aus der caudalsten Abteilung des Mittelhirndaches und sicher auch aus dem oben als Geniculatum mediale bezeichneten Ganglion. Von da ziehen sie frontal und ventral, also in schrägem Zuge durch das Gehirn zur Basis, um auf die andere Seite überzutreten. Wie sie da enden ist unsicher. Am wahrscheinlichsten ist mir nach Befunden an dem blinden Molche Proteus, wo dies System mangels optischer Kreuzungen sehr deutlich aber auch ganz besonders kräftig ist, daß sie direkt in die Ausgangsstätten der anderen Seite ziehen also echte Commissurfasern sind. Doch muß erwähnt werden, daß bei Vögeln und Reptilien eine Anzahl von Fasern nach der Kreuzung in einem medial gelegenen Kerne zu verschwinden scheinen, der jener Kreuzung dicht anliegt. Fig. 214.

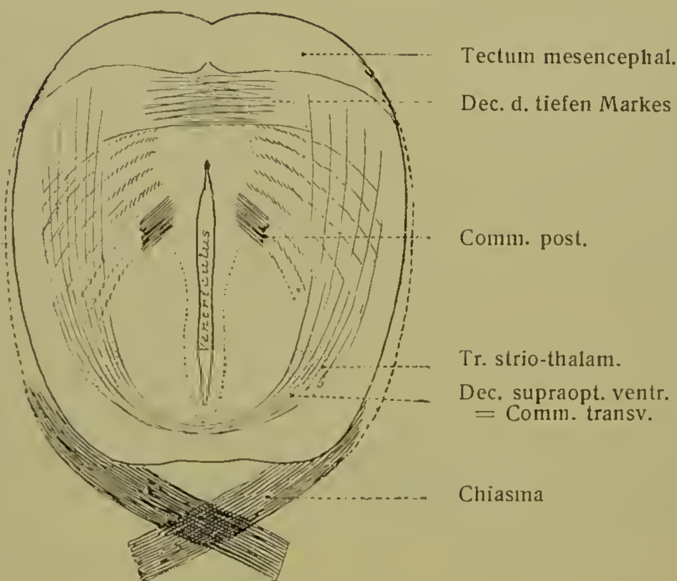


Fig. 210.

Frontalschnitt durch das Mittelhirn von Scyllium canicula.

Am Gehirne der Selachier und Amphibien gelingt es leicht, den größten Teil der Decussatio supraoptica ventr. in einen einzigen Schnitt zu bekommen, wie Fig. 210 lehrt, an der Sie gleichzeitig noch einmal die Bestandteile einiger anderer früher erwähnter Kreuzungen im Mittelhirne studieren können.

Die Decussation liegt nicht immer dorsal, viel öfter vielmehr caudal vom Chiasma. Sie hat mit dem Sehnerven gar nichts zu tun. Das lehrt nicht nur das Erhaltensein bei Untergang eines Auges sondern auch das Vorhanden-

sein derselben bei Myxine und bei Proteus, deren Opticus fast verschwunden ist, jedenfalls nur bei einzelnen Exemplaren das Gehirn noch erreicht. Nicht immer ist sie zu rundem Bündel geschlossen; bei Chimaera z. B., wo sie besonders stark entwickelt ist, erstrecken sich ihre Fasern weithin rückwärts im Zwischenhirnboden als breite dünne Platte. Fig. 211.

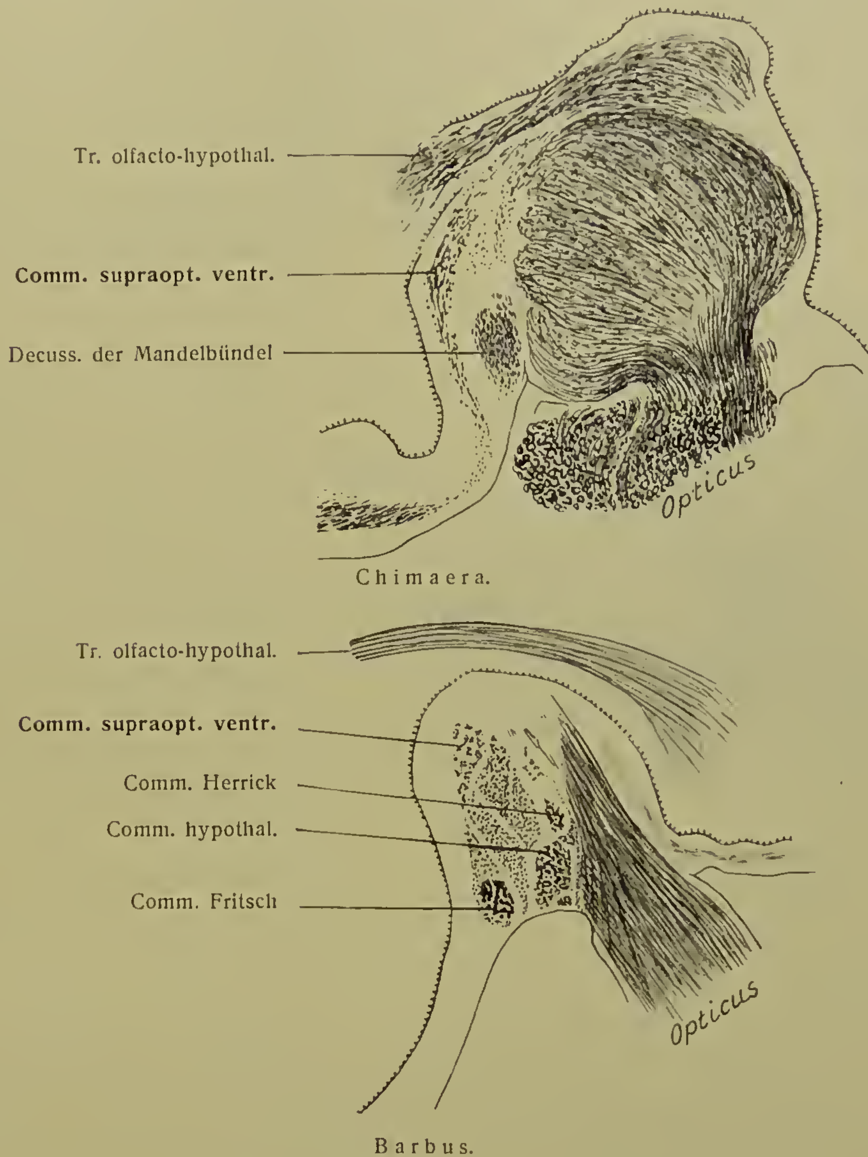


Fig. 211.

Zwei Sagittalschnitte durch die optische Commissurenplatte mit sehr verschiedener Anordnung der Kreuzungen.

Als Decussatio supraoptica dorsalis könnte man ein faserarmes System bezeichnen, das bei Fischen?, Reptilien und Vögeln bisher nachgewiesen ist. Die dicken immer markhaltigen Fasern entspringen irgendwo in der Mittelhirnhaube, vielleicht auch weiter caudal, ziehen dicht unter dem Ventrikelependym in gestreckter Linie frontal und kreuzen über der vorher erwähnten Decussation. Wohin die Enden geraten, ist unsicher. Bei Vögeln habe ich den Eindruck, daß sie in einem kleinen ihnen benachbarten Kerne enden. Diese Fasern sind identisch mit Belloncis Fibrae ansulatae. Fig. 214.

Bei Petromyzon kreuzen die innersten Fasern des Opticus so nahe unter dem Ventrikelepithel und dorsal von der Decussatio transversa, daß sie leicht mit der eben genannten Kreuzung verwechselt werden können.

Diese beiden Fasersysteme kommen allen Vertebraten zu. Nur den Cyclostomen und Amphibien fehlt das letztgenannte. Zu ihnen kommen nun bei den Fischen noch mehrere andere. Zunächst gibt es bei den Selachiern eine mächtige, dicht hinter dem Chiasma liegende Kreuzung, deren vordere Enden aus dem Telencephalon stammen, das sie als Mantelbündel, Fig. 211, 215, verlassen. Diese Kreuzung der Mantelbündel ist bei den meisten Knorpelfischen die mächtigste Kreuzung nächst dem Chiasma. An gleicher Stelle findet man auch bei den Teleostiern eine andersartige Kreuzung, die Decuss. tuberis, sie bezieht ihre Fasern jederseits aus einem Bündel, das aus dem Ganglion anterius des Trichters entspringt, Fig. 197, 200. Dann kommt bei Knochenfischen noch ein Commissurbogen vor, der dem Tractus cerebello-tectalis entstammt und oben Fig. 107 u. 116 gezeichnet und S. 146 beschrieben worden ist, die Commissura Fritsch. Ihre sich hufeisenförmig rückwärts durch die Thalamusganglien krümmenden Schenkel sind die starkfaserigsten Kreuzungsbündel. Schließlich sind bei Knochenfischen noch Fasern gefunden, die von einem Tectum oder von einem Nucleus praetectalis zum anderen ziehen und dabei ganz ventral die Mittellinie innerhalb der vorderen Commissurengruppe kreuzen. Sie sollen zur Erinnerung an ihren Entdecker, den eifrigen amerikanischen Hirnforscher C. L. Herrick, Herricksche Commissur heißen. Fig. 116, 211.

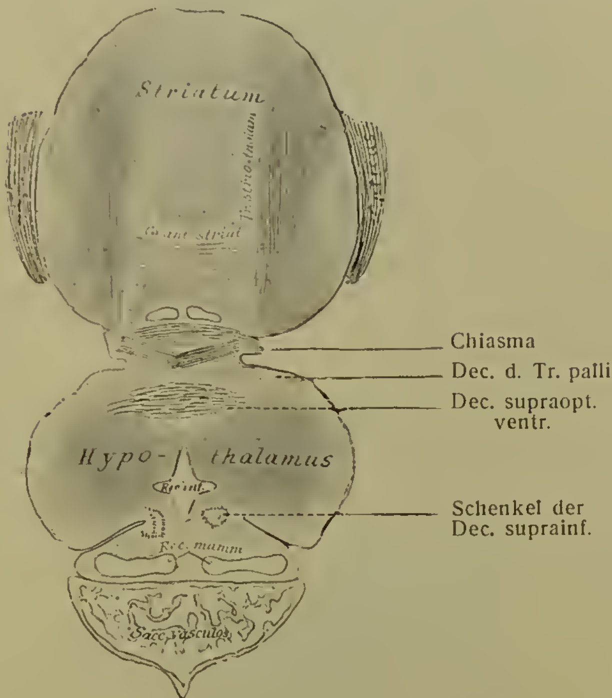


Fig. 212.

Horizontalschnitt durch den Thalamus eines Haies, Scyllium can.

II. Die caudale Commissurengruppe, die Decussatio hypothalamica ist ebenso regelmäßig bei allen Tieren ausgebildet wie die frontale, aber sie enthält nicht bei allen Klassen alle Elemente, die sie gelegentlich aufnimmt.

Die caudale Platte des Hypothalamus geht dorsal direkt in die Basis des Mittelhirnes über, siehe Fig. 220, 178, 181, 165, 194, gerade da, wo jene ihre Kreuzungen hat. So kommt es, daß hier eine ganze Reihe von Kreuzungs- und Commissurenfasern senkrecht übereinander geschichtet sind. Bei den Knochenfischen, wo ja der Hypothalamus so mächtig ausgebildet ist, läßt sich namentlich der ventrale Abschnitt dieser Kreuzungen, der hypothalamische am besten studieren. Hier kann man unterscheiden:

1. Ganz ventral. Eine Verbindung zwischen beiden Lobi laterales.

2. Dorsaler. Die Kreuzungsbündel der zum Saccus vasculosus gehenden Nerven.

3. Kreuzung der Tractus olfacto-hypothalamici.

4. Noch etwas dorsaler scheinen die Kreuzungsfasern aus den Nuclei posteriores thalami und aus den Corpora mamillaria zu kommen.

Man kann alle diese bisher noch wenig geklärten Faserkreuzungen unter dem Namen Decussatio hypothalamica zusammenfassen und in dieser vielleicht die direkt über dem Saccus liegenden beiden erstgenannten Faserarten als Decussatio suprainfundibularis abtrennen. Fig. 165.

Bei Amphibien ist die ganze Fasergruppe so reduciert, daß sie nur bei den größten Exemplaren in einigen Fädchen nachzuweisen ist. Der Nerv zu dem Saccus ist da noch nicht gefunden, ebensowenig die bei Fischen nachzuweisenden Fasern aus dem Infundibularsacke über der Hypophysis. Eine ganze Reihe von Fasersystemen kreuzt aber bei den Reptilien. Da für die meisten Anfang und Ende ungenügend gesichert ist, sei auf die vollständige Zusammenstellung hingewiesen, welche in meiner Arbeit über das Zwischenhirn der Reptilien gegeben wurde.

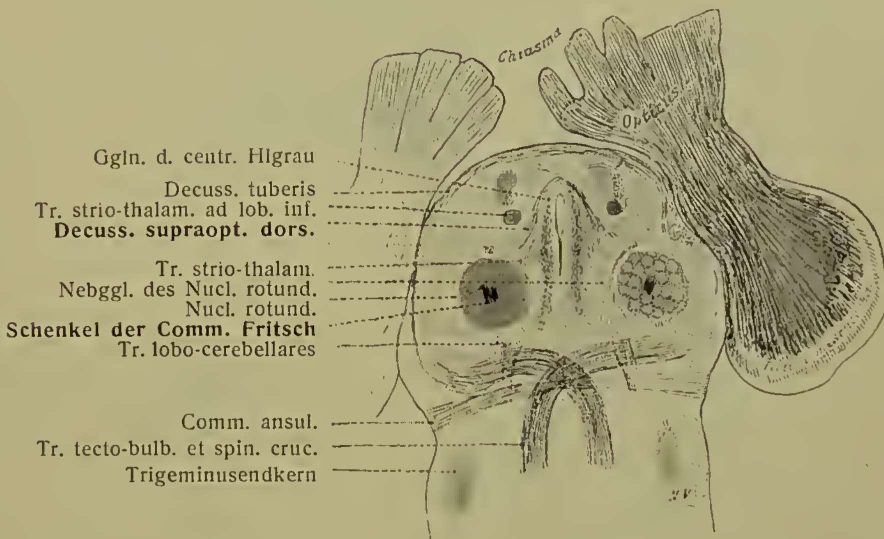


Fig. 213.

Horizontalschnitt durch den Thalamus des Knochenfisches, Gobio fluviatilis.

Ich lege Ihnen in der Fig. 214 ein Schema vor, welches die Verhältnisse des Opticusursprunges und einige der dem Chiasma benachbarten Kreuzungen so darstellt, wie sie heute — wesentlich nach Untersuchungen an den ungewöhnlich großen optischen Systemen des Vogelgehirnes gezeichnet werden können. Es kann dieses Schema noch nicht als für alle Tierarten sicher nachgewiesen gelten, aber immerhin ist es wahrscheinlich, daß es allgemein vorkommende Verhältnisse darstellt. Denn es sind mir keine Bilder bekannt geworden, die ihm widersprechen.

Wir wollen die Betrachtung des Zwischenhirnes nicht verlassen, ohne uns daran zu erinnern, daß dieser Hirnteil im wesentlichen, bei den niederen Vertebraten wenigstens, nur durch relativ geringe Bahnen mit dem Vorderhirn zusammenhängt. Deshalb lege ich, ehe wir gemeinsam an die Beschreibung des Vorderhirnes herangehen, Ihnen noch zum Schluß der heutigen Vorlesung einen Schnitt vor, den ich durch das frontalste Zwischenhirngebiet von Scyllium canicula gelegt habe, dicht hinter dem Ganglion habenulae. Da sehen Sie denn, daß so

ziemlich alles, was den Schnitt erfüllt, dem Opticus und den auf ihn folgenden Commissuren angehört, einige Fäserchen auch dem Systeme der Ganglia habenulae entsprechen, daß aber zum Vorderhirn hier nur

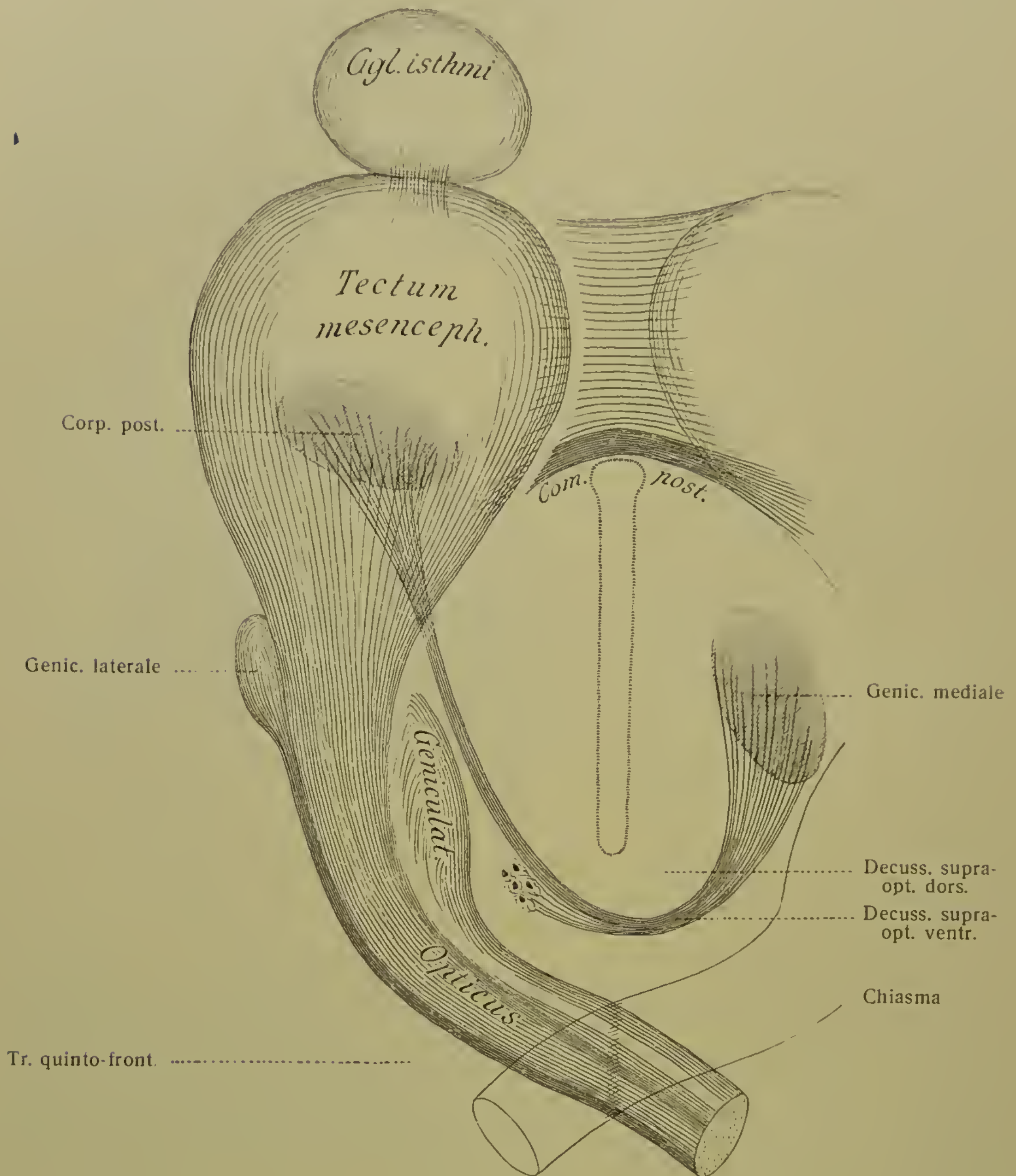


Fig. 214.

Schema des Opticusursprunges und einiger Commissuren in der Chiasmaplatte.

die beiderseits ziemlich ventral liegenden Bündel der Tractus strio-thalamici hinausziehen. Wenn einmal bei den höheren Tieren die Hirnrinde sich einstellt, so gesellen sich diesen Fasern jene zu, welche aus der Rinde in den Thalamus ziehen, und jene, welche aus der Rinde weiter hinabwandern. Aber immer, bis hinauf zu den Säugern kann man aus der großen Fasermasse, welche dann an der hier angeschnit-

tenen Stelle als Capsula interna auftritt, die Züge aus dem Striatum noch abscheiden. Nur spielen sie dann ihrer Größeordnung nach nur noch eine untergeordnete Rolle.

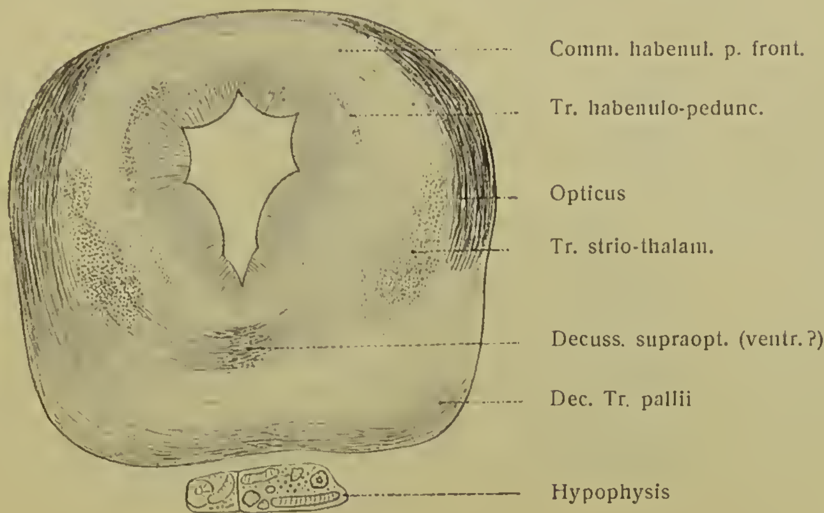


Fig. 215.
Schnitt durch den frontalsten Abschnitt des Thalamus von Scyllium canicula.

Sechzehnte Vorlesung.

Das Vorderhirn. 1. Einteilung, Riechapparat.

Meine Herren! Das Vorderhirn bietet für die morphologische und physiologische Betrachtung ein ganz besonderes Interesse. Wir wissen, daß an sein ungestörtes Funktionieren die wichtigsten höheren psychischen Funktionen geknüpft sind und wissen auch, daß diese Funktionen ganz abhängig in ihrer Mannigfaltigkeit sind von der Ausdehnung bestimmter Teile des Vorderhirnes. Das Studium der vergleichenden Anatomie lehrt überraschend klar, wie sich in durchaus verschiedener Weise für die verschiedenen Klassen und in den Einzelfamilien wechselnd dieser wichtige Apparat entwickelt.

Physiologisch kann man das Vorderhirn einteilen in einen Abschnitt, welcher dem Geruch dient und in einen solchen, welcher als ein ungeheurer Eigenapparat über die tieferen Centren gesetzt ist.

Der Riechapparat, mit einigen anderen ihm anliegenden Centren, liegt an der Basis des Vorderhirnes. Dieser Basalabschnitt kommt bei allen Vertebraten vor. Wir wollen ihn zusammen mit allen Hirnteilen, welche bleibender Besitz von Myxine bis zum Menschen sind, Teilen, in denen nur geringe Variationen vorkommen, als **Palaeencephalon** bezeichnen.

Das Palaeencephalon bildet den Grundmechanismus des Centralapparates. Vom Rückenmarke hinten bis zum

Eintritt des Riechnerven vorn alle Hirnteile umfassend, ist es, wie die Existenz von Tieren, die es allein besitzen, lehrt und wie auch zahllose Versuche an „enthirnten“ Tieren zeigen, einer großen Selbständigkeit fähig. Kein Teil von ihm kann ausfallen, ohne daß eine bestimmte Funktion erlischt.

Über dem Palaeencephalon entwickelt sich das **Neencephalon**, im wesentlichen ein Hirnteil, der durch seinen Bau zu den mannigfachsten Associationen befähigt ist. Man bezeichnet ihn gewöhnlich als Großhirnmantel. Das Neencephalon empfängt Bahnen aus dem Palaeencephalon und vermag durch Züge, die es in dessen verschiedene Teile aussendet, die verschiedenen Funktionen zu beeinflussen. Solche Verbindungsbahnen aber entwickeln sich nur sehr allmählich.

Auf Fig. 222, die ich ausdrücklich anzusehen bitte, ist im wesentlichen nur das Palaeencephalon sichtbar. Das Neencephalon entwickelt sich über dem großen Stück, welches zwischen Riechlappen und Ganglion habenulae liegt, aus der kleinen Falte, die ganz frontal über dem rundlichen Körper (dem Striatum) sichtbar ist.

Bei den Fröschen ist nur das Zwischenhirn mit dem Neencephalon direkt verbunden, bei den anderen Vertebraten außerdem noch das Mittelhirn, bei den Säugern kommt es schließlich auch zu einer Verbindung mit den bei anderen Tieren viel unabhängigeren Centren, mit dem Rückenmarke. Eine direkte Hirnmantelbahn zum Cerebellum ist nicht bekannt, aber auch hier ist bei den Säugern auf den Wegen über den Haubenkern und über die Ponsganglien eine Verbindung möglich. Der Einfluß, den das Neencephalon auf die tieferen Centren direkt ausüben kann, ist also ein verschieden großer, je nach der Tierklasse.

Es ist natürlich auch wichtig, zu unterscheiden, welche Teile des Vorderhirnes mit anderen Hirnteilen in Verbindung treten. Sie werden gleich sehen, daß gerade besonders wichtige Bahnen, diejenigen aus der Hirnrinde, erst relativ spät in der Reihe auftreten und noch viel später erst eine gewisse Vollkommenheit erreichen; ja, daß solche Bahnen erst bei den Säugern zu der Mehrzahl der anderen Hirnteile in Beziehung treten.

Wenn wir die überaus interessante Entwicklung des Vorderhirnes in der Tierreihe verfolgen, dann erkennen wir, daß einzelne Teile stabil bleiben, während andere aus minimalen Anfängen heraus sich zu mächtigen Gebilden entwickeln. Diese überaus wechselnden Verhältnisse lassen sich an der Hand einer möglichst präcisen Einteilung des Ganzen leichter darstellen. Die Ontogenie in erster Linie, dann aber auch die Phylogenie ermöglichen eine solche zu geben.

Aus der rein palaeencephalen vordersten Hirnblase, dem Proencephalon, wölben sich, meist etwas dorsal, die neencephalen Hemisphären vor. Die ursprüngliche Vorderwand bleibt als Lamina terminalis

zwischen ihnen bestehen. Nach der so gebildeten Zweiteilung des Proencephalon bezeichnet man den Frontalabschnitt als Telencephalon, den Caudalabschnitt als Diencephalon. Der Raum beiderseits von der Schlußplatte und direkt hinter ihr, derselbe, welcher den Ein-

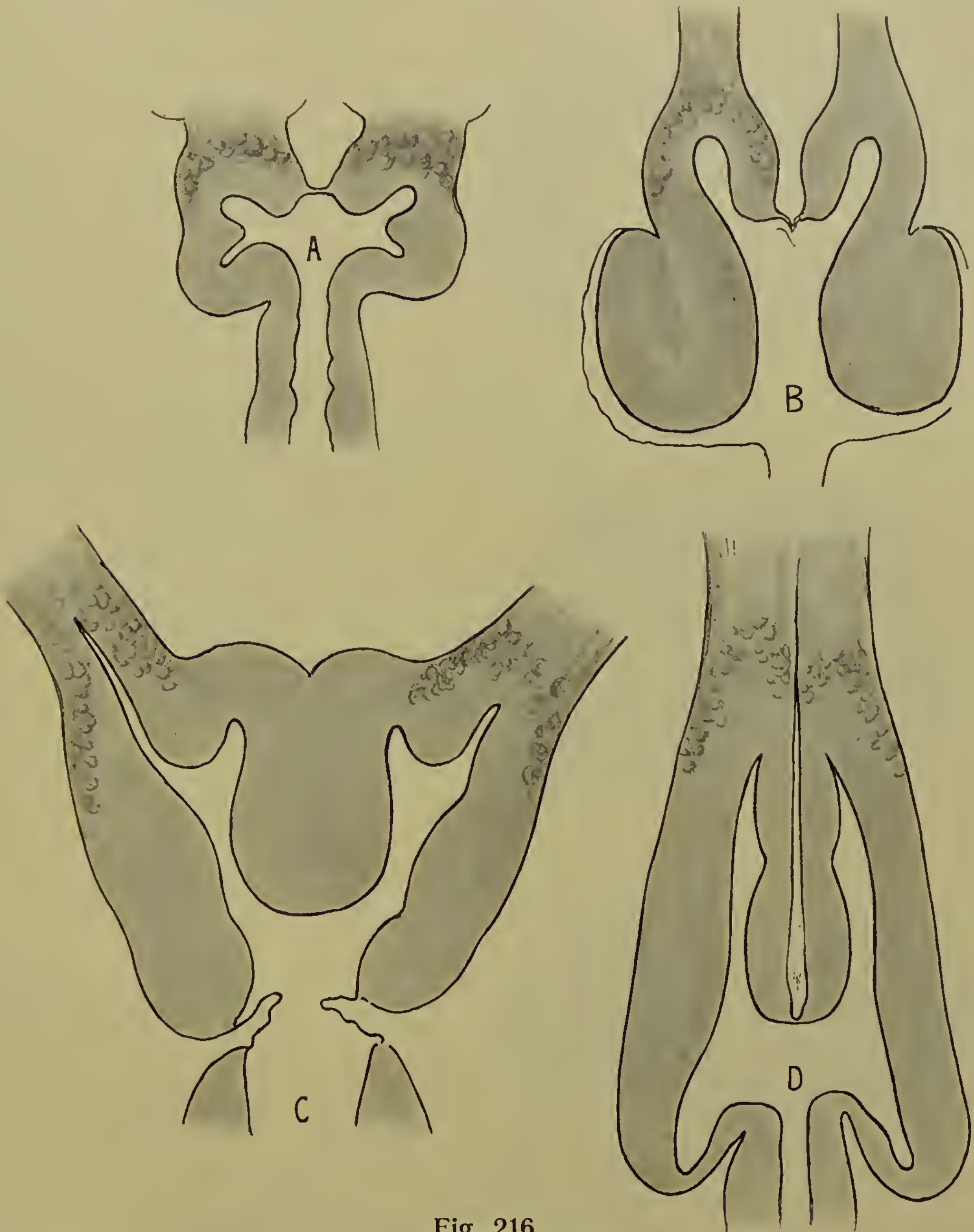


Fig. 216.
Der mittlere Ventrikel und die Seitenventrikel an Horizontalschnitten.
A Petromyzon, B Amia, C Scyllium, D Salamandra; dies letztere ist auch Reptilien-, Vögel-, Säugertypus.

gang in die Proencephalonblasen enthält, wird von einigen Autoren noch der vorderen Blase zugerechnet. Der mittlere unpaare Ventrikel des Telencephalon gehört also im wesentlichen dem Zwischenhirn, der in jeder Blase vorhandene Ventriculus lateralis gehört im wesentlichen dem Vorderhirn an. Vergl. Fig. 216 *B—D*.

Bei den Teleostiern und Ganoiden verläuft dieser Proceß etwas abgeändert. Es wächst nämlich nicht beiderseits von der Schlußplatte das Telencephalon aus, sondern es vergrößert sich die ganze Vorderhirnblase frontalwärts, die Schlußplatte lang vor sich hertreibend. Nur ganz frontal stülpt sie sich beiderseits aus. So kommt es, daß diesen Tieren bis auf einen kleinen frontalen Rest die mediale Scheidewand fehlt, welche die „Hemisphären" des Telencephalon trennt. Bei einigen Selachiern verdickt sich die ganze Vorderwand des Gehirnes so enorm, daß in für die einzelnen Arten wechselnder Weise der Doppelblasentypus des Vorderhirnes mehr oder weniger verwischt wird, weil auch die Seitenwände besonders dick werden. Dadurch schwinden die Ventriculi laterales auf kleine Hohlräume zusammen.

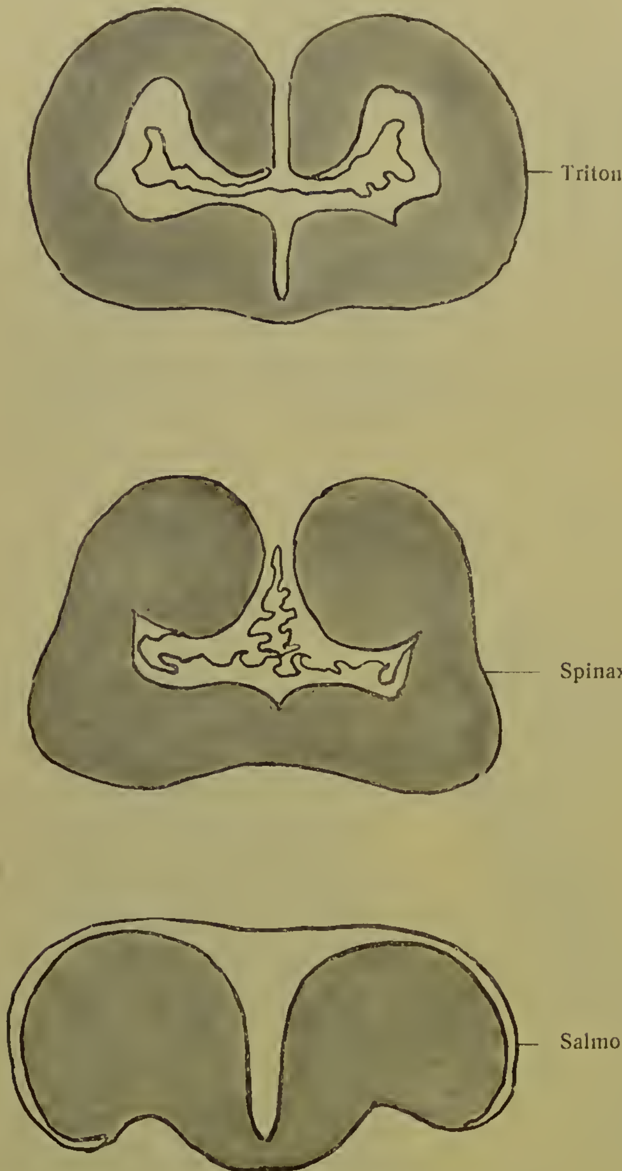


Fig. 217.

Frontalschnitte von den Gehirnen verschiedener Vertebraten, im Niveau der Commissura anterior ungefähr.

Von dem einfachen Type der Doppelblase, wie ihn die Cyclostomen, die Selachier und alle höheren Vertebraten haben, weichen die Gehirne der Teleostier und Ganoiden noch aus einem anderen Grunde ab. Die Seitenwände der Blasen biegen nämlich hier lateralwärts aus — Studnička, Kappers — und ziehen dadurch das Dach, eine einfache Epithelmembran, vollständig nach beiden Seiten aus und herab. Es bleibt von den sonst im Hirndache gelagerten Teilen gar nichts dorsal, alles gerät in die Seitenteile. Das Hirndach selbst bleibt auf dem Zustande einer einfachen Epithelmembran.

Das wird gut klar, wenn man in Fig. 217 die Frontalschnitte durch das Gehirn eines Salamanders — reiner Blasentyp — mit denen eines Selachiers und dann denjenigen eines Teleostiers vergleicht.

Die Vorderhirnblasen sind nur in ihrem rostralen Abschnitte allseitig von nervöser Substanz gebildet. Im caudalen ist ihre Medialwand immer zu einer rein epithelialen Wand verdünnt, deren kubisches Epithel häufig flimmert.

Von der Schädelhöhle her einwachsende Blutgefäße stülpen sie in der mannichfachsten Weise zu zottenreichen Plexus, den Plexus chorioidiei aus. Fig. 218 ist das gut zu sehen. Diese Plexus sind bei verschiedenen Arten sehr verschieden entwickelt, oft bei nahestehenden Tieren ganz verschieden. Sie fehlen den Teleostiern noch, deren im ganzen häutiges Hirndach nur wenig vascularisiert ist; aber sobald sich eine echte mit Nervengewebe bedeckte Hirnhöhle ausbildet, sind auch die Plexus da. Meist geht von einem unpaaren schon bei dem Zwischenhirn beschriebenen Plexus ventriculi medii nach vorn in



Fig. 218.
Frontalschnitt von Hexanchus griseus im caudalen Vorderhirngebiete.
Die Plexus choroidei medii und laterales.

jede Hirnhöhle ein Plexus chorioides lateralis, der sich gelegentlich bis in die Gegend der Bulbushöhlen erstreckt. So ist es bei den Amphibien und Dipnoern, so vor allem bei den Selachiern. Der lange oben als Praethalamus bezeichnete Hirnteil, der im Inneren den unpaaren Ventrikel hat, ist dorsal ganz häutig bedeckt und aus dieser Bildung senken sich bei allen Selachiern, ganz besonders mächtig aber bei den Notidaniden, Hexanchus z. B. beiderseits vielgefaltete Plexus in die Ventrikelhohlräume herab.

Am caudalen Ende findet diese Epithelplatte ihre Fortsetzung in den bei der Beschreibung des Zwischenhirnes erwähnten Dachgebilden. Conventionell gilt das Velum transversum als Grenze gegen das Zwischenhirndach. Diese oft tief in den Ventrikel herabhängende Platte, vergl. Fig. 180, ist zwar auch nicht konstant, aber immer noch eine der konstantesten Faltungen dieser an Aus- und Einstülpungen so reichen Gegend. Zwischen Vorderhirnwand und Velum, also in dem

eben beschriebenen prävelaren häutigen Abschnitte, liegen gewöhnlich auch mehrere dorsalwärts gerichtete Paraphysenausstülpungen. Als solche wäre z. B. auch die auf Fig. 178 vorn gezeichnete zu deuten. Vergl. auch Fig. 181 S. 204.

Die so zustande kommenden äußeren Formen des Vorderhirnes sind natürlich mannigfach genug und es lohnt wohl zunächst einmal an ganz medialen Sagittalschnitten sehr einfach gebauter Gehirne Hohlraum, Basis und Dach des mittleren Ventrikels zu betrachten. Zunächst demonstriere ich einen primitiven Hai, den Hexanchus, an dem man dorsal vom N. terminalis die Neencephalonanlage erkennt, während

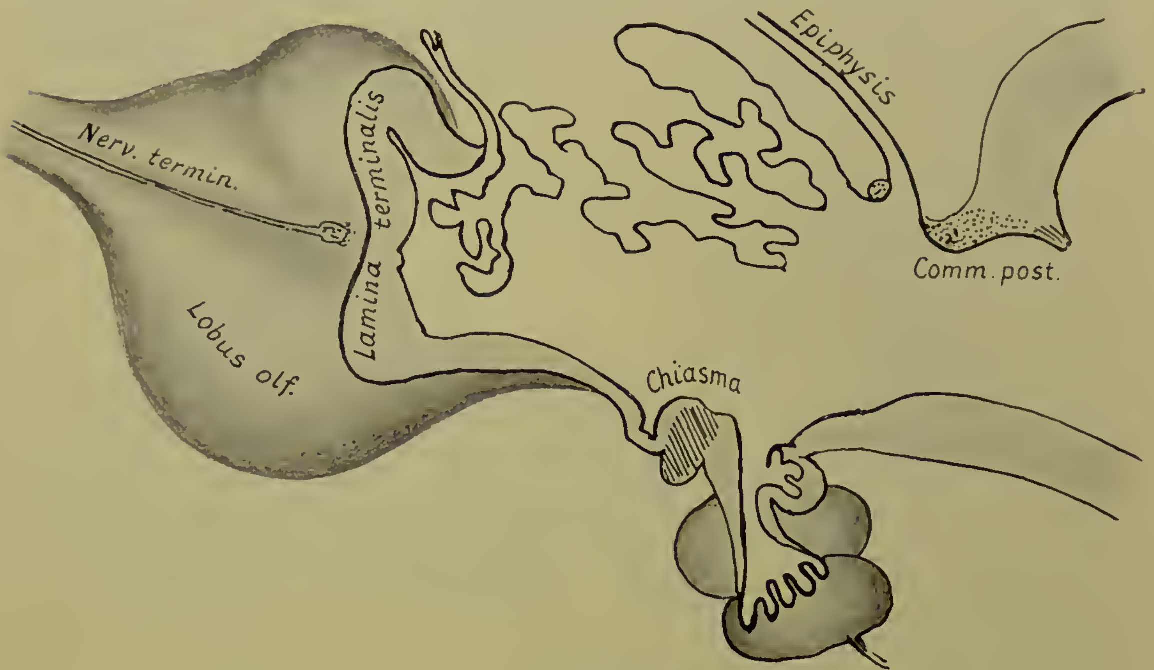


Fig. 219.
Sagittalschnitt durch Hexanchus.

caudal von der Lamina terminalis mit der Paraphyse das häutige Zwischenhirndach beginnt. Unter diesem liegt dann der weite Ventriculus tertius.

Dann bildet Fig. 220 einen gleichartig gelegten Schnitt durch ein Teleostiergehirn ab. Hier ist das ganze Vorderhirndach — in der Figur als Pallium bezeichnet — rein epithelial. Auch das Dach der Riechlappen bleibt bei den Teleostiern membranös, vergl. Fig. 227. Da, wo sie sich vom Vorderhirnkörper trennen, senkt sich dessen Dach immer in einer, bei Ganoiden sehr mächtigen, Duplicatur zum Hirnboden, Septum pallii der Fig. 220.

Der mittlere Ventrikel geht vorn direkt in den paarigen Ventrikel der Riechlappen über. Caudal wird er durch die hoch in ihn ragende Querplatte der Commissura anterior vom eigentlichen Zwischenhirnventrikel getrennt. Diese Commissurenplatte ist bei dem Fig. 219 abgebildeten Hai noch im basalen Abschnitte der Lamina terminalis gelegen.

Sind schon die beiden hier demonstrierten Typen bereits mannigfach genug, so kommt es gelegentlich noch zu ganz von dem ursprünglichen Type abweichenden Zuständen. Bei Myxine z. B. verschwinden sämtliche Hohlräume bis auf minimale Spuren. Diese hängen unter sich beim reifen Tiere durch zerstreute fest aufeinander gebackene Epithelreste so zusammen, daß es nur mit Mühe gelingt in dem anscheinend massiven Vorderhirnklotze, Fig. 221, die Lage des ursprünglichen Ventrikels nachzuweisen. Erst unter dem Mittelhirndache hat Myxine einen wirklichen Ventrikel.

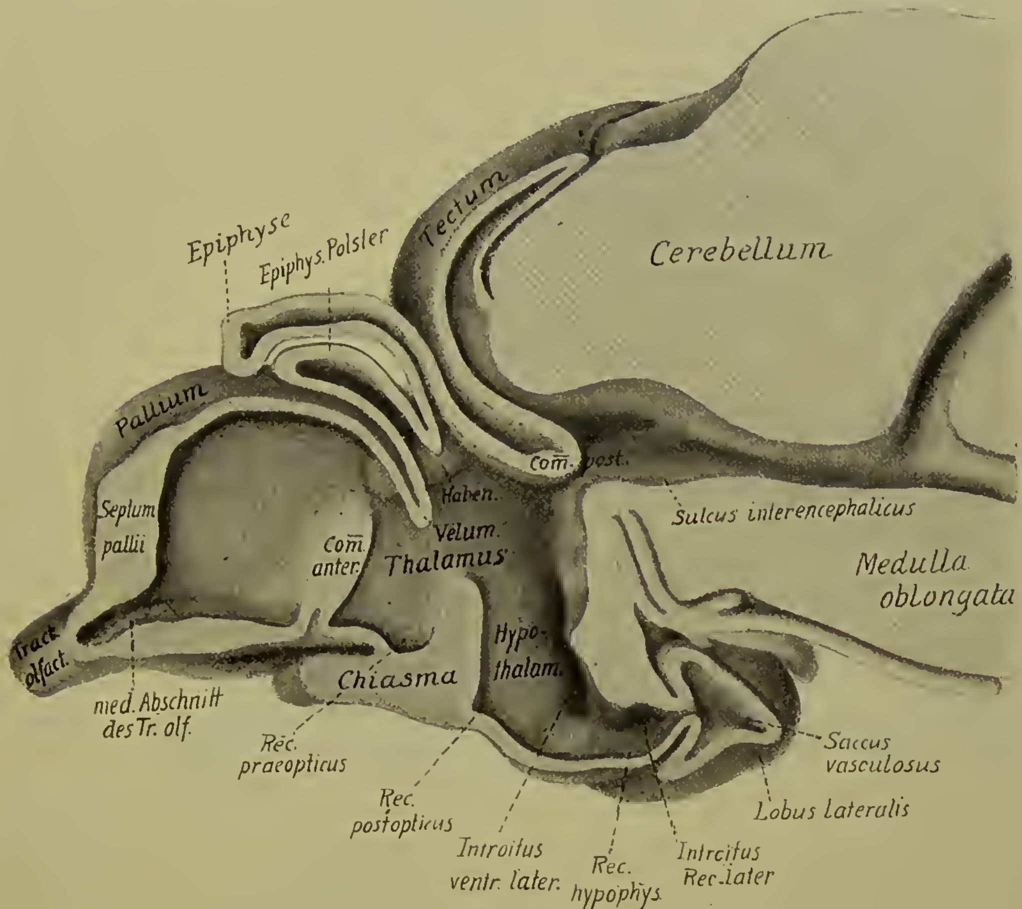


Fig. 220.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von Barbus. Plattenmodell von Goldstein.

Bei den Selachiern ist wahrscheinlich aus besonderen Gründen der Schädelentwicklung, besonders der Lage der Riechgrube, das Vorderhirn nie ganz dicht an das Mittelhirn angelagert. Es bleibt immer eine Art Zwischenstück, ein langer oben mit einer Epithelmembran geschlossener Schlauch zwischen beiden. In den Seitenwänden dieses „Praethalamus" ziehen nur die Verbindungszüge zwischen den beiden Hirnteilen einher. Die größte Länge erreicht der Praethalamus bei Chimaera monstrosa, Fig. 222.

Betrachten wir nun die einzelnen Abschnitte, welche aus der Vorderhirnblase hervorgehen. Da tritt zunächst deutlich hervor, daß die

phylogenetische erste Anlage eines Vorderhirnes offenbar durch die eintretenden Riechnerven bedingt ist (Burck-

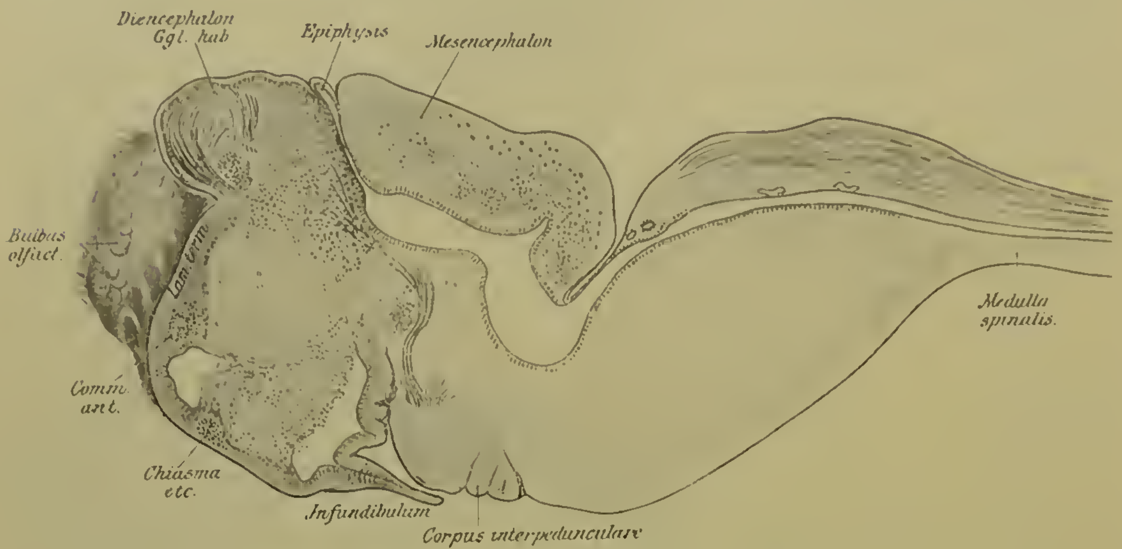


Fig. 221.
Sagittalschnitt durch das Gehirn von Myxine glutiuosa.

hardt). Diese Nerven wachsen schon sehr früh aus den Epithelien der Nasenhöhle an das Gehirn heran. Beim Eintritt bilden sie, be-

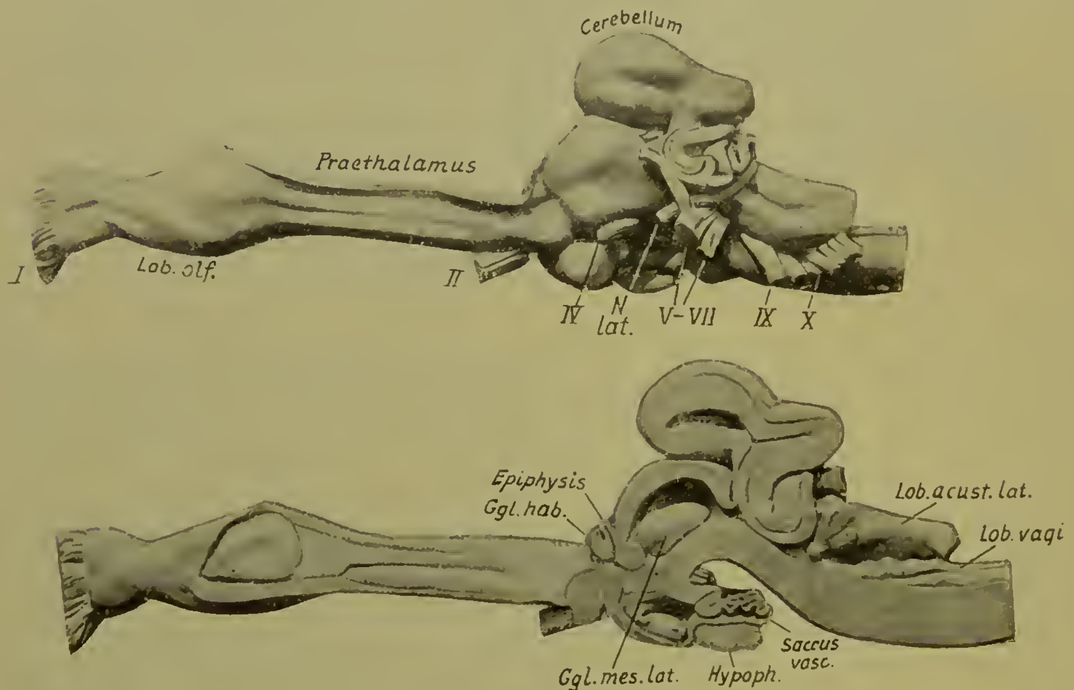


Fig. 222.
Das Palaeencephalon, Chimaera monstrosa.

sondere Verbindungen mit den da liegenden Zellen eingehend, eine eigenartige Knäuelformation, die man als Bulbus olfactorius bezeichnet. Sekundäre Fasern aus dieser Formation ziehen dann rück-

wärts in die Vorderhirnfläche. Das Gebiet, wo sie enden, nennt man Lobus olfactorius. Bei den ältesten Vertebraten, bei Myxine und Petromyzon, wird die ganze Oberfläche des Proencephalon von den Riechfasern erreicht. Das Vorderhirn besteht nur aus Lobus olfactorius und einem seiner Basis innen anliegenden Ganglion, dem Corpus striatum.

Dieser palaeencephale immer vorhandene Teil des Vorderhirnes, das direkte Endgebiet der Riechnerven und das Striatum zusammen soll als **Hyposphaerium** bezeichnet werden, weil es sehr bald, schon von den Reptilien ab, ganz an die Hirnbasis gerät und da durch die Reptilien-, Vögel- und Säugerreihe bleibt.

Anfänglich gehören alle Wände der Hirnblase dem Hyposphaerium an. Da aber die dorsale und die mediale Wand der Blase Ausgangspunkt für eine Reihe der wichtigsten Formationen wird, so erschien es zweckmäßig sie speziell abzutrennen und mit einem eignen Namen zu bezeichnen. Dieses Dach der Hirnblase heißt Hirnmantel, Pallium cerebri. Dazu gehört auch der auf Fig. 220 noch rein epithelial gebliebene Abschnitt, derselbe, welcher schon bei den Selachiern und Amphibien aus eigentlicher Gehirnsubstanz besteht.

Im caudalen Abschnitte dieses Palliums tritt schon sehr früh, in der ersten Anlage, vielleicht schon bei den Selachiern, sicher bei den Amphibien, eine neue Formation auf, eine Formation, welche keine direkten Riechfasern mehr aufnimmt, wie das Hyposphaerium. Hier münden vielmehr tertiäre Bahnen aus dem Lobus olfactorius. Diesen neuen Abschnitt nennt man **Episphaerium.** Mit ihm gesellt sich zu dem Palaeencephalon das Neencephalon.

Dieses Episphaerium vergrößert sich bei den Reptilien schon so sehr, daß es die Riechnervenendigungen frontaler und lateraler schiebt und zunächst die ganze Medianwand im hinteren Abschnitte und einen Teil der Dorsalwand erfüllt. Immer weiter wachsend erzeugt es dann bei den Reptilien, den Vögeln und namentlich bei den Säugern im wesentlichen das, was als Vorderhirnmasse zunächst auffällt. Das Hyposphaerium ist ganz fronto-ventral gedrängt. Es ist vom Episphaerium fast immer durch eine deutliche Furche, die Fovea limbica, getrennt.

Das Hyposphaerium bleibt durch die ganze Tierreihe hindurch im wesentlichen das gleiche, nur bei den Vögeln complicieren sich seine Anteile mehr dadurch, daß das Stammganglion, das Corpus striatum eine ganz enorme Ausdehnung gewinnt.

Das Episphaerium aber ist der variable Teil des Großhirnes. Minimal in seinen Anlagen entwickelt es sich aus dem Amphibientype heraus zu einem immer mächtiger werdenden Organe, an dem schon innerhalb der Reptilienreihe

geordnete Rindenbildung vorhanden ist. Es wird zu dem ungeheuren Apparat, den wir in dem vorigen Bande bei

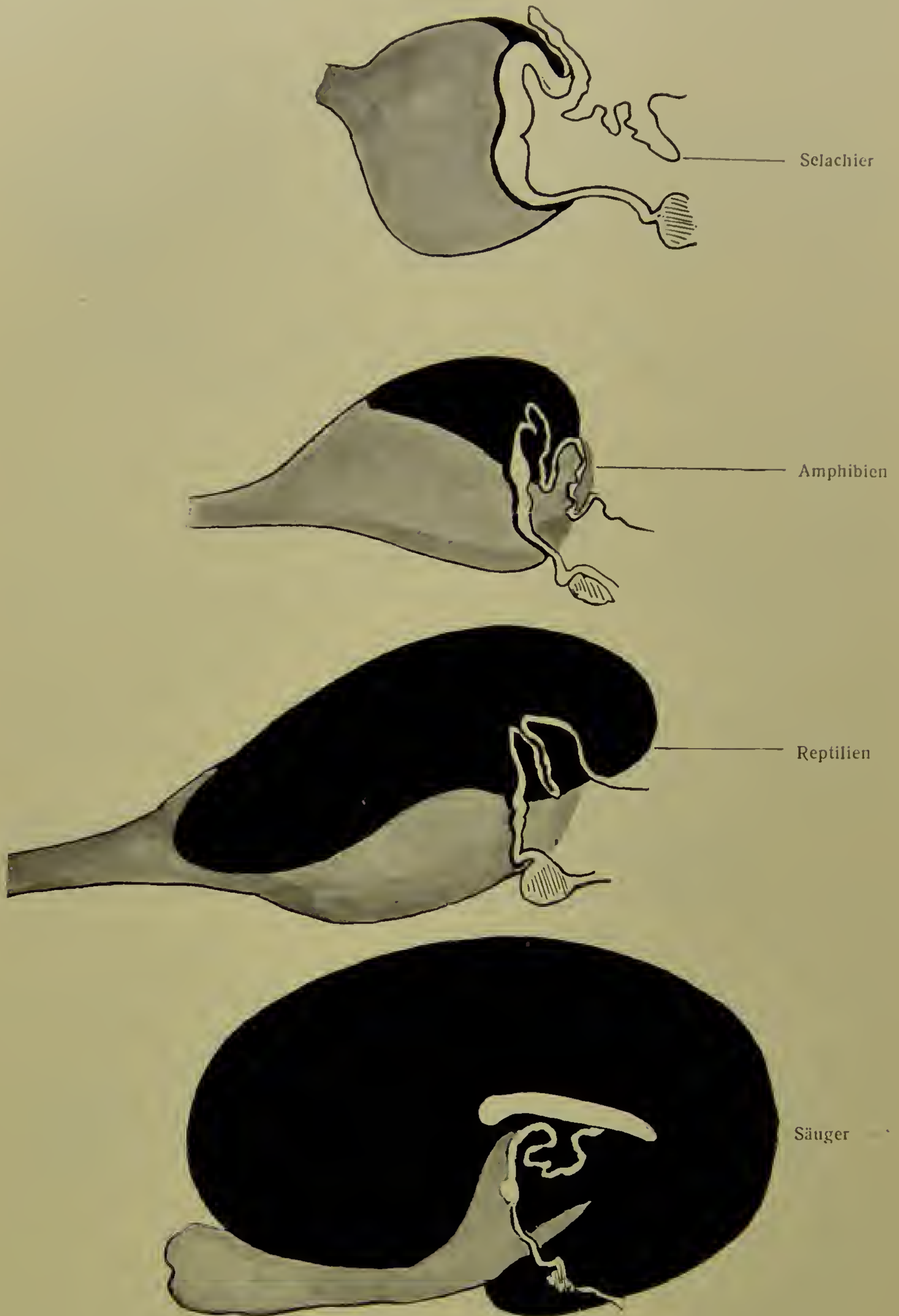


Fig. 223.

Sagittalschnitte durch einige Wirbeltiergehirne zur Demonstration der Epispäriumentwicklung. Hyposphärium grau, Episphärium schwarz.

den Säugern als Großhirn näher beschrieben haben. Nicht das Hyposphaerium, wohl aber das Episphaerium überwächst bei den jüngeren Tierklassen allmählich caudalwärts sich ausbreitend alle übrigen Hirnteile.

Im Sinne dieser durch alle Familien der genannten drei Klassen nachweisbaren scharfen Unterscheidung haben die Cyclostomen nur ein Hyposphaerium, treten bei den Fischen Spuren eines Episphaeriums auf und tritt die scharfe Unterscheidungsmöglichkeit erst innerhalb des Kreises der Amphibien und Reptilien ein.

Das Hyposphaerium ist der palaeencephale Teil des Vorderhirnes, das Episphaerium ist identisch mit dem Neencephalon.

Die Verbindungsplatte beider Vorderhirne, die alte Stirnwand des Proencephalon, ist die Lamina terminalis. Man unterscheidet mit Burckhardt in ihr zweckmäßig den ventral vom Recessus neuroporicus liegenden Abschnitt von dem dorsal liegenden. Der letztere, die Lamina supraneuroporica, bleibt immer rein epithelial und geht caudalwärts in die verschiedenen Ausstülpungen über, welche das Zwischenhirndach bilden. Anders die Lamina infraneuroporica. Sie bildet zwar auch nur ein dünnes Plättchen, das rückwärts als Hirnboden bis zum Chiasma reicht und vor diesem meist eine kleine Ausstülpung, den Recessus praechiasmaticus bildet. Vergl. Fig. 180. Aber innerhalb dieses Plättchens verlaufen in zwei bis drei Bündeln die Anteile der Commissura anterior, im wesentlichen Kreuzungsfasern aus dem Riechapparat. Ein Blick auf Fig. 219 lehrt, daß bei den Selachiern eine andersartige Entwicklung einsetzt. Hier verdickt sich die Schlußplatte zu einem eigenartigen Körper, den man zweckmäßig als Massa terminalis, Schlußplattenmassiv bezeichnen kann. Die Commissuren sind dann nicht mehr auf den Durchgang durch eine dünne Platte angewiesen, sie entfalten sich aus einem bei den übrigen Vertebraten eng geschlossenen Bündel zu einer langen Reihe kreuzender Faserzüge.

Wir wollen nun Bau und Werdegang der einzelnen Teile des Vorderhirnes genauer studieren.

1. Der Riechapparat.

Außer dem Ganglion habenulae und dem Systeme des Opticus existiert kein Hirnteil, der überall im wesentlichen so gleichartig wiedergefunden wird, wie der Riechapparat.

Nur die Größenverhältnisse wechseln, die Aufbauprincipien bleiben, und sie sind gerade durch Untersuchungen, die in den letzten Jahren von S. R. y Cajal, v. Gehuchten, Kölliker und mir ausgeführt wurden, endlich übersichtlich darstellbar.

Aus den Epithelien der Nasenschleimhaut laufen lange Endfäden rückwärts. Sie heißen Fila olfactoria und treten, die Siebplatte durchwandernd, in den Schädelraum ein. Diesen durchziehen sie auf

einer, je nach der Tierart längeren oder kürzeren Strecke, bis sie an dem frontalen Gehirnende ankommen. Dort senken sie sich ein. Der ganze Strang, der gelegentlich auch in zwei und mehr Teile zerfallen kann, heißt Nervus olfactorius. Morphologisch richtiger wäre Radix olfactoria. Denn ein eigentlicher peripherer Nerv, der, wie andere periphere Nerven distal von der Ursprungszelle liegt, existiert hier nicht. Der Riechnerv ist vielmehr nur den Wurzeln der anderen Nerven zu vergleichen.

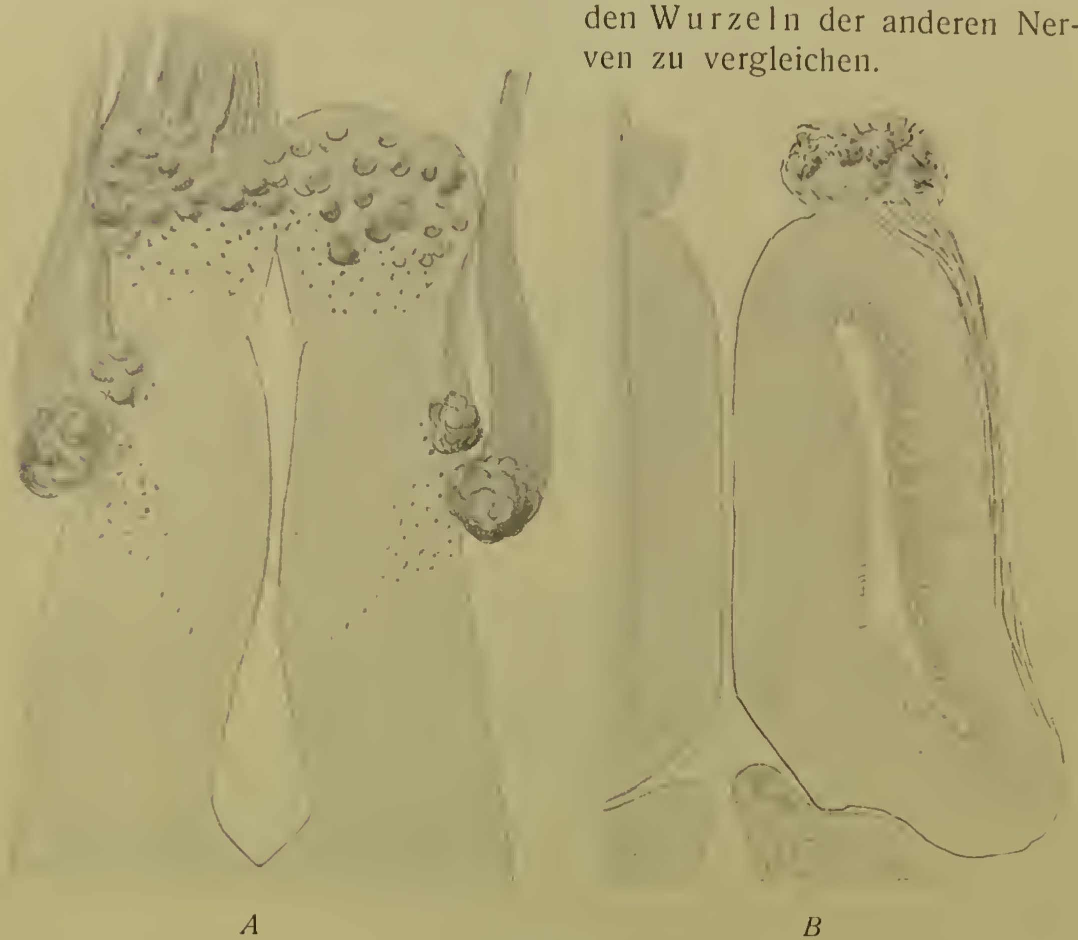


Fig. 224.

Horizontalschnitt durch das Vorderhirn von Rana temp.
A ventral. Eintritt der Riechnerven, Bulbus olfact. mit Glomeruli und access. Bulbi.
B dorsal. Ursprung der Riechstrahlung aus den Glomeruli.

Diesen Riechfäden kommt nun eine frontalwärts gerichtete Ausstülpung der Vorderhirnblase entgegen. Sie bildet an der Basis einen mehr oder weniger langen Schlauch, der fast bei allen Tieren hohl bleibt. Dieser Schlauch heißt Lobus olfactorius anterior. Von der Stelle etwa ab, wo er sich in die Hirnbasis einsenkt, beginnt das caudale Riechgebiet, das bei Säugern als Lobus olfactorius posterior bezeichnet wird. Wir wollen, da bei den niederen Vertebraten der Vergleich noch nicht absolut sicher möglich ist, den vorderen Abschnitt einfach Lobus olfactorius nennen und den hinteren, welcher die ganze Basis des Gehirnes einnimmt, als Lobus parolfactorius bezeichnen.

An der Stelle, wo die Riechnervenfädchen das frontale Ende des Riechlappens erreichen, splittern sie alle, zuweilen nach Überkreuzungen und Faseraustausch zu ganz feinen Endpinseln auf. Diese treten in die Lobusspitze ein, und hier kommen ihnen, aus dort liegenden Zellen stammend, andere Pinsel entgegen, die kräftigeres Kaliber haben. Die reichen Pinsel aus dem 1. Neuron des Riechapparates geraten dabei in engen Contact mit den stärkeren Pinseln, die nichts anderes sind, als Dendritenausläufer der Zellen, in denen das 2. Neuron beginnt.

Die vereinten Endpinsel sind auf allen Schnitten, welche die Lobusspitze treffen, dicht unterhalb der Riechnervenfädchen schon bei schwachen Vergrößerungen als kuglige Gebilde zu sehen. Man heißt sie Glomeruli olfactorii. Aus den Riechzellen zweiter Ordnung entspringen nun wieder neue Axencylinder, und diese wenden sich rückwärts zu anderen Gebieten. Fig. 224 *B*.

Die eintretenden und sich vielfach überkreuzenden Fila olfactoria, die Dendriten der Riechzellen und die Glomeruli olfactorii zusammen erzeugen an der Lobusspitze ein eigentümliches Bild, das auf allen Schnitten durchaus charakteristisch wiederkehrt. Diese ganze Formation, welche die Lobusspitze überzieht, wollen wir als Formatio bulbaris bezeichnen. Bei den meisten Tieren macht sie eine Anschwellung vorn am Riechapparate, die man als Bulbus olfactorius bezeichnet hat.

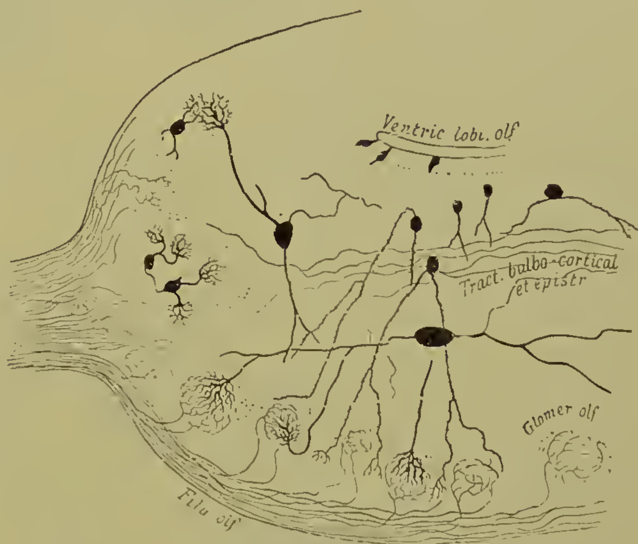


Fig. 225.

Sagittalschnitt durch den Bulbus olfactorius eines Frosches. Einige Zellen durch Silber geschwärzt. Nach P. R. y Cajal.

Die Formatio bulbaris reicht in einzelnen Flecken oft weiter caudal als der makroskopisch sichtbare Bulbus. So begegnet man bei einzelnen Amphibien noch 2—5 „accessorischen“ Bulbis. Fig. 224.

Aus dem caudalen und dem lateralen Pole des rundlichen Bulbus sieht man dann immer die Riechbahn zweiter Ordnung, die Riechstrahlung, Tractus olfactorii, hervortreten, welche den Lobus olfactorius zunächst überzieht, sich aber dann in einem oder mehreren Strängen zumeist an seiner lateralen Seite ansammelt und nun rückwärts zieht. Diese sekundäre Riechstrahlung ist so mächtig, daß sie fast immer makroskopisch als dicker weißer Zug zu erkennen ist. Fig. 224 *B*.

Wo, wie bei den Cyclostomen und den Selachiern der Bulbus dicht an der Nasenschleimhaut anliegt, kommt gar kein richtiger Riechnerv zustande, die Olfactoriusfasern senken sich direkt aus der Nase in den Bulbus ein. Bei allen anderen Vertebraten liegt aber eine längere Strecke zwischen Nase und Gehirn, die dann eben durch einen meist geschlossenen dicken Strang, den Nervus olfactorius, überbrückt wird.



Fig. 226.
Gehirn von Perca fluviatilis. Sagittalschnitt, ziemlich lateral.



Fig. 227.
Gehirn von Barbus fluviatilis. Sagittalschnitt nahe der Mittellinie.

Aber hier, ganz vorn am Gehirn kann es — Ganoiden, viele Teleostier — noch zu einer ganz anderswertigen Strangbildung kommen. Es kann nämlich die Bulbusabteilung des Lobus olfactorius dicht an der Nasenschleimhaut bleiben, das übrige Gehirn aber weiter caudal in den Schädel geraten. Dann verlängert sich der Lobus olfactorius frontalwärts. Der so gebildete hohle Schlauch wird dann von den Fasern der Riechstrahlung überzogen, die makroskopisch ganz wie ein Riechnerv aussehen.

An dem Gehirn der Barbe, Fig. 227, sehen Sie diesen langgestreckten Verlauf der Tractus und das Eintreten der Fila in den Bulbus, der weit

frontal von dem übrigen Gehirn liegt. Gleichzeitig demonstriere ich in Fig. 226 ein Barschgehirn, an welchem der Bulbus dem Gehirn dicht aufsitzt und demgemäß die Tractus nur kurz sind.

Solche Stränge können leicht für die Riechnerven selbst gehalten werden. Man kann einem Strange, der an der Schädelbasis von der Nasengegend her dem Gehirne zuzieht, nicht ohne weiteres ansehen, ob er Riechnerv oder Riechstrahlung ist. Nur die Lage des Bulbus entscheidet hier. Was in diesen von vorn her eintritt, ist Nervus olfactorius, was ihn hinten verläßt, um in das Gehirn zu ziehen, ist immer Tractus olfactorius. Die Riechnerven haben eine außerordentlich dünne, vielfach unterbrochene Markscheide, die Riechstrahlung aber ist zu allermeist aus dicken markhaltigen Fasern gebildet.

Die Tractus olfactorii enden gekreuzt und ungekreuzt in dem Lobus olfactorius. Hier liegt bei allen Vertebraten die Endstätte der sekundären Riechbahn. Wir wollen diese Züge deshalb Tractus bulbo-corticales nennen.

Innerhalb des Lobus olfactorius, respective schon an seiner Peripherie, treffen die Enden der Riechnervenfasern auf die Aufzweigungen von Ganglienzellfortsätzen, die da liegen. Sie übertragen, da diese Ganglienzellen unter sich und mit weiter caudal liegenden, auch mit gekreuzten analogen Partien verbunden sind, das was sie zuleiten, auf einen relativ complicierten Receptionsapparat.

Der Verlauf, welcher Fig. 226 sichtbar ist, gibt nur einen Teil der Faserung wieder. Am einfachsten liegen alle Verhältnisse bei Petromyzon. Hier, Fig. 228, entstammen dem Bulbus fast überall — also nicht in einzelne Züge geordnet — die Tractus bulbo-corticales. Sie ergießen sich dann direkt caudal ohne irgend welche Stielbildung über die ganze Riechrinde. Den direkten Zügen sind starkfaserige kreuzende zugefügt. Die Kreuzung, welche bei Petromyzon teils dorsal, teils ventral vom Eingang in den Ventrikel erfolgt, heißt Commissura anterior.

Bei den Teleostiern und Ganoiden sammelt sich die Mehrzahl der bulbo-corticalen Fasern zu einem lateral in den Lobus ziehenden Bündel, das sich hier teils erschöpft, teils die Commissura anterior benutzend in den Lobus der anderen Seite übergeht. Fig. 231.

Ganz andere Verhältnisse werden bei den Selachiern dadurch bedingt, daß die ganz enormen Bulbi und Riechlappen dicht an das stark verdickte Vorderhirnende angrenzen. Dadurch werden die Fasern zum Teil von ihrem Wege abgelenkt. Sie ziehen principiell direkt und gekreuzt in den Riechlappen, der bei den Selachiern schon eine sehr schöne Rindenformation hat, aber die Kreuzung erfolgt nicht in dem einen geschlossenen Zuge einer Commissura anterior, sondern, weil die verdickte Schlußplatte dazu reichlich Raum bietet, überall in derselben, ja mehr noch in dorsalen Regionen als in den ventralen, welche allein bei den anderen Vertebraten von der Commissura anterior eingenommen

werden. Namentlich überzieht eine große Anzahl von Tractusfasern die Vorderseite des Gehirnes, erreicht aufsteigend fast die Dorsalkante und senkt sich dann in der Mittellinie des Gehirnes kreuzend zu den ven-

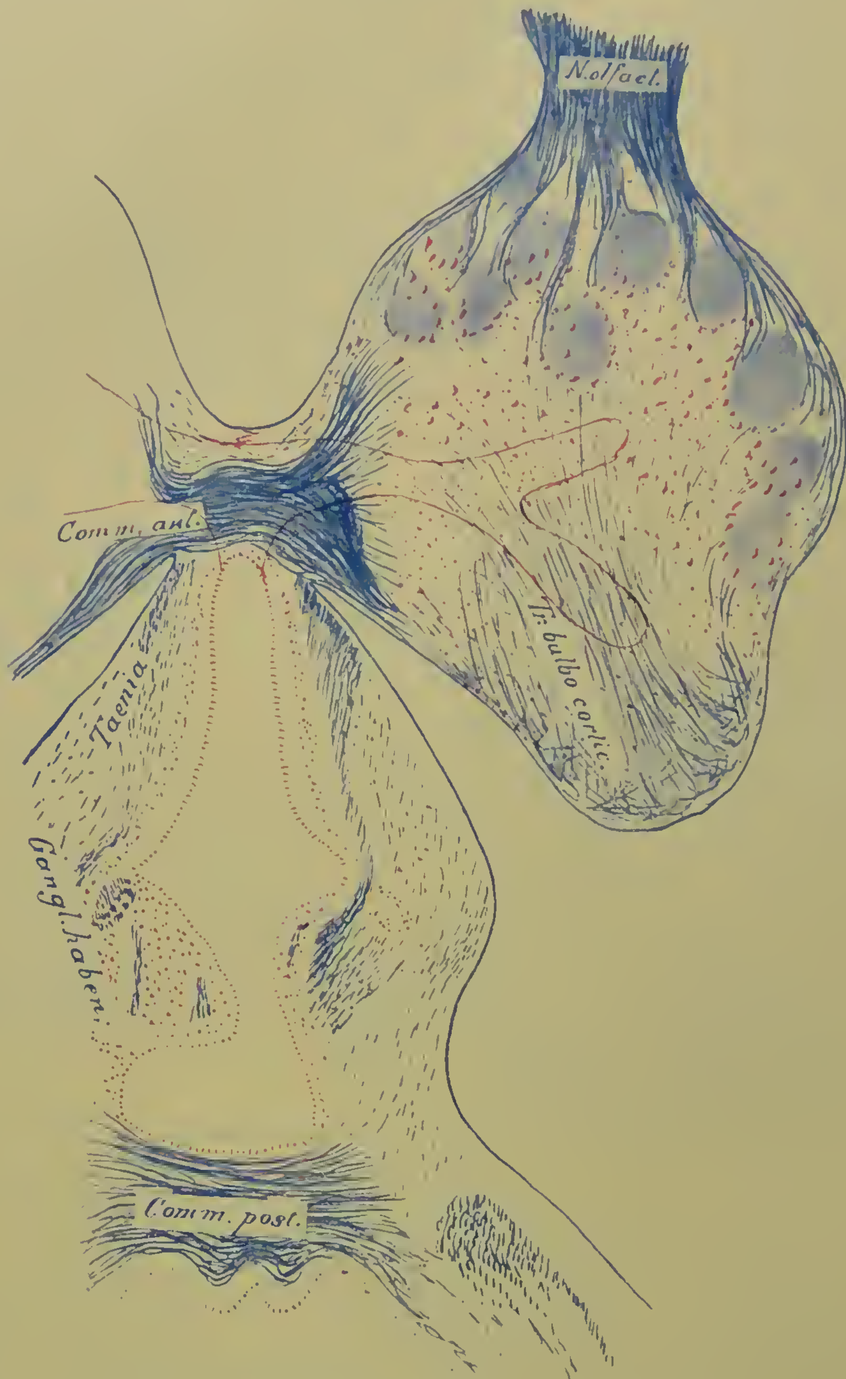


Fig. 228.

Horizontalschnitt durch das Vorderhirn von Petromyzon fluv. Silberimprägnation der Riechfaserung. Die Riechnervenfasern enden in den Glomerulis und aus diesen ziehen die Tractus bulbo-corticales zur Rinde des Lobus olf. Beide Tractus tauschen durch die Commiss. ant. Fasern.

tralen Riechrindenteilen. Macht man einen Horizontalschnitt etwa durch das Gehirn von Spinax, so sieht man die Commissura anterior auf eine lange Strecke von vorn bis hinten ausgedehnt. Fig. 229.

Noch bei den Amphibien, ja zu kleinerem Teile auch bei den Reptilien, siehe Fig. 242, treten Riechfasern auch in den dorsalen Abschnitt der Vorderhirnblase ein, erst bei den Vögeln und den Säugern ist ihr Eintritt auf den ventralen Abschnitt allein beschränkt. Man kann das auch so ausdrücken: Der Lobus olfactorius, charakterisiert durch die Aufnahme der sekundären Riechfaserung wird bei den niederen Vertebraten von dem ganzen Frontalende der Hirnblase gebildet. Erst

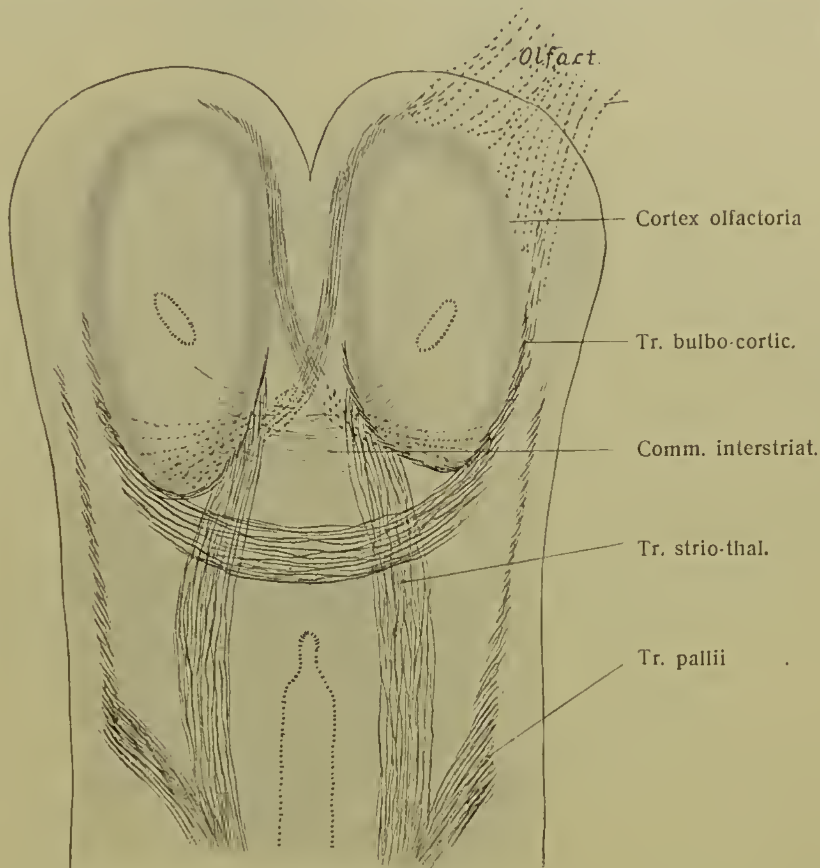


Fig. 229.
Horizontalschnitt durch das Gehirn von Spinax. Die lang ausgedehnte Riechkreuzung in der Commissura anterior.

wenn bei den Reptilien die Episphaeriumentwicklung größer wird, gerät er ganz in den Boden des Vorderhirns.

Das Epistriatum.

Nicht alle Riechnervenfasern enden im Lobus olfactorius.

Bei den Knochenfischen erkennt man leicht, daß ein großer Teil als „mediale Riechfaserung" durch das ganze Hyposphaerium aufwärts zieht, um in einem dem Stammganglion aufgelagerten Kerne gekreuzt und ungekreuzt zu enden. Diesen Kern, den Herrick zuerst bei den Reptilien als Endstätte von Riechfasern erkannt hat, habe ich, nachdem weitere Studien sein universelles Vorkommen in der Tierreihe er-

geben haben, Epistriatum genannt. Das Epistriatum ist bis jetzt sicher bei Teleostiern, Ganoiden, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern gefunden, bei den Cyclostomen ist es noch nicht ganz sicher gestellt. Was es außer seiner Lage charakterisiert, ist, daß Fasern aus dem Bulbus und dem Lobus olfactorius in es eintreten und daß ein Teil derselben durch den Kern kreuzend den anderseitigen Kern erreicht. Fig. 231.

Es muß dem Grundmechanismus des Gehirnes angehören und ist zweifellos bei den Vögeln noch der Ausgangspunkt für eine besondersartige Fortentwicklung geworden.

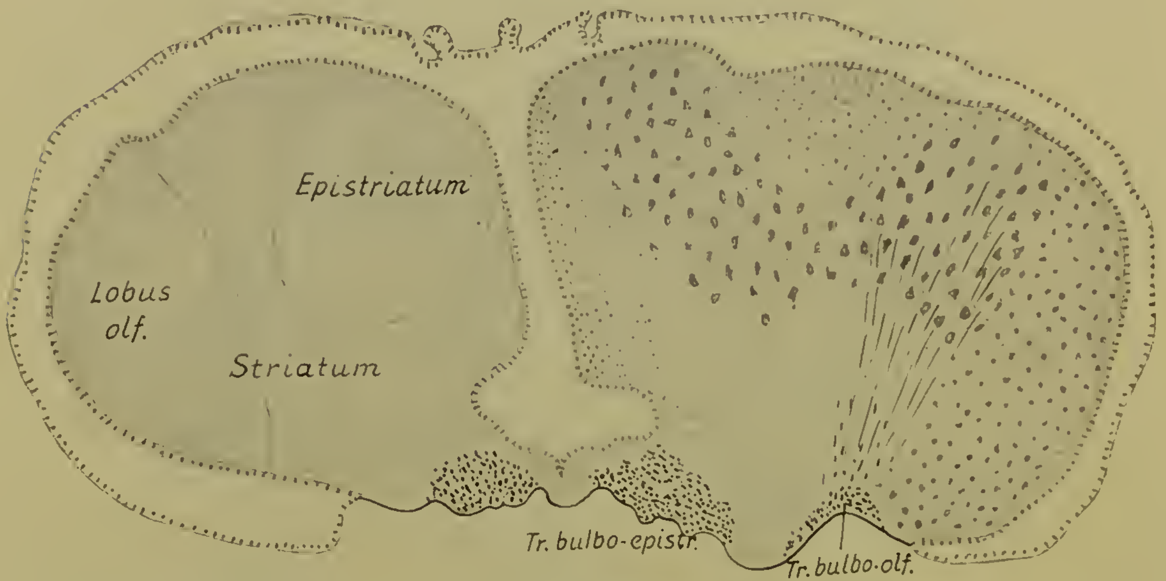


Fig. 230.

Frontalschnitt durch das Vorderhirn von Cyprinus auratus. Medial und lateral Olfactoriusbahnen, zwischen beiden der Ursprung des Tractus strio-thalamicus aus dem Striatum.

Das Epistriatum der Teleostier bildet an dem massiven Block, den bei diesen Tieren die Gebilde des Hyposphaeriums darstellen, den medialsten und größten Abschnitt. Zwischen ihm und dem Lobus olfactorius liegt die Masse des Corpus striatum. Die in es ziehenden Bulbusfasern sind zu einem medialen Bündel im Riechtractus gesammelt, während die in den Lobus olfactorius gehenden ein laterales Bündel bilden. Beide Bündel kreuzen. Es scheint nun, daß die Faserung des Epistriatum allmählich in der Reihe eine andersartige wird. Bei den Teleostiern sind es wohl ausschließlich Faserzüge aus dem Bulbus, die diesen Hirnteil erreichen, die Tractus bulbo-epistriatici. Aber schon bei den Reptilien verschwinden diese oder werden doch minimal und es treten im wesentlichen Faserzüge aus der Cortex olfactoria zum Epistriatum auf, Tractus cortico-epistriatici. Das wird bei Vögeln und Säugern zur Regel.

Das Epistriatum der Amphibien und Reptilien liegt dem Stammganglion nicht auf, sondern lateral an.

Das Epistriatum ist bei den Reptilien am schärfsten ausgeprägt und von den übrigen Hirnteilen durch den Bau gut abscheidbar. Es handelt sich um eine zur Halbkugel gerundete Platte großer Ganglienzellen, die bei einigen Arten — siehe die Abbildung von Varanus

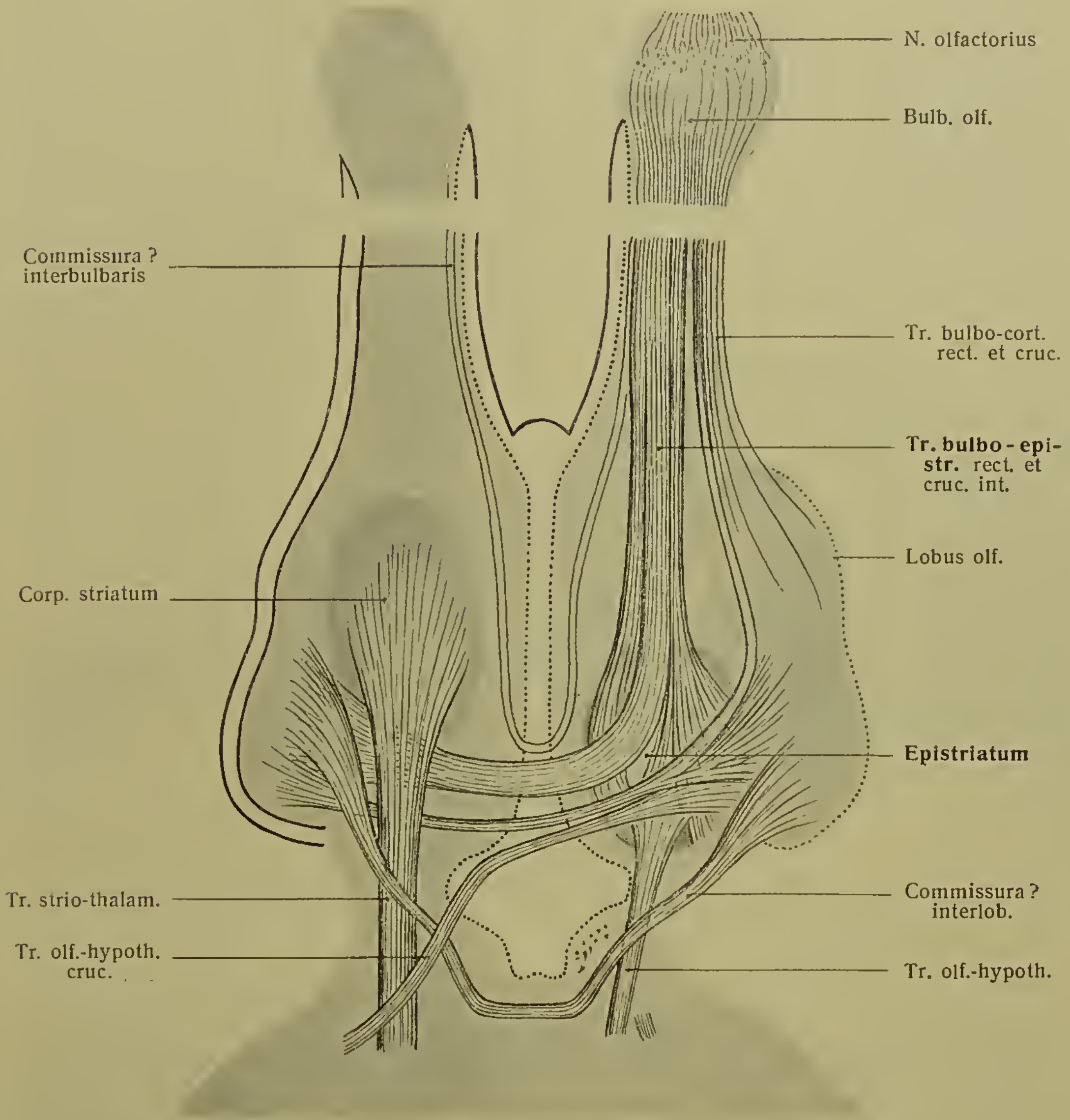


Fig. 231.

Horizontalschnitt durch ein Cyprinoidengehirn (schematisiert). Zeigt den Verlauf der aus dem Bulbus und dem Lobus olfactorius stammenden Faserung.

Fig. 232 — sogar noch eine Oberflächenvergrößerung durch Fältelung erfährt. Bei den Schildkröten ist die Platte kleiner als bei den anderen Reptilien. Hier aber erkennt man deutlich, was bei den anderen weniger gut nachweisbar ist, daß nämlich die ganze Zellenlage sich in die ähnliche Zellage der Rinde direkt fortsetzt, Fig. 239. Da bei den Fischen ein Epistriatum, aber keine Rinde vorhanden ist, so muß jener Körper unabhängig von dem rindenbedeckten Mantel entstanden

sein. Es ist mir nicht gelungen, bei Scyllium die Riechstrahlung durch Abtrennen vom Bulbus olf. (binnen 3 Wochen) zur Entartung zu bringen, deshalb vermag ich über das Epistriatum der Selachier nichts mehr auszusagen, als daß an der Stelle, wo man ein solches suchen sollte, viele direkte und gekreuzte olfactorische Fasern enden. Siehe Fig. 240.

Bei den Vögeln hat sich aus dem Epistriatum ein mächtiger Apparat entwickelt, der zwar noch direkte Riechnervenfasern aufnimmt, aber außerdem mit sehr starken Zügen zu anderen Hirnteilen in Verbindung tritt, also schwerlich allein dem gerade bei Vögeln gering entwickelten Geruchsinne dient. Das Vogelgehirn weicht in seiner Gesamtentwicklung so sehr von dem der übrigen Vertebraten ab, daß es zweckmäßiger ist, es nicht im Rahmen dieser Einzeldarstellnng, sondern als Ge-

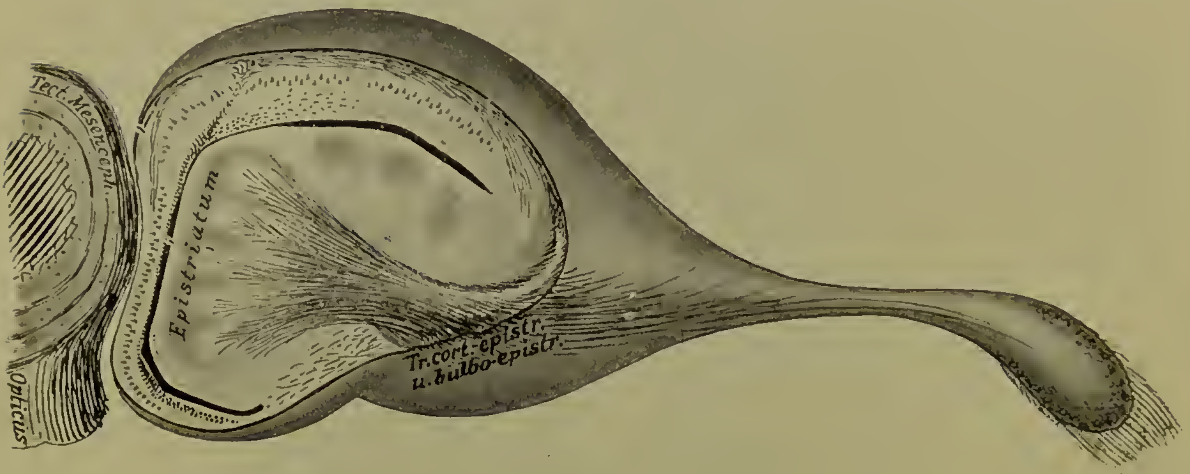


Fig. 232.

Ein Varanusgehirn, ca. 1 : 10 vergr., seitlich angeschnitten. Markscheidenfärbung. Zeigt den Verlauf der medialen Faserung aus dem Bulbus olfactorius.

samtapparat am Schlusse zu schildern. Wo ein Epistriatum genügend untersucht wurde, hat man gefunden, daß es Fasern aus dem Riechlappen aufnahm, die ihm direkt und dann durch die Commissura anterior zukommen. Im ersten Bande dieses Buches ist schon erwähnt, daß auch die Säuger diesen Kern besitzen. Er heißt da seit alters Nucleus amygdalae. In ihm endet ein echter Tractus cortico-epistriaticus, die aus dem Riechfelde kommende Taenia semicircularis oder Stria terminalis.

Lobus parolfactorius.

Bei den Säugern und den Vögeln findet man caudal vom Lobus olfactorius und von diesem sehr scharf abgeschieden das als Lobus parolfactorius oder Tuberculum olfactorium bezeichnete Rindenfeld; es hat bisher bei den Säugern ganz allgemein als Endapparat von Riechfasern gegolten, wie der Lobus olfactorius selbst, und deshalb sind

auch die bei Reptilien oft nicht scharf vom Riechlappen geschiedenen Teile dieses Lobus dem Riechgebiete zugeteilt. Untersuchungen mit Dr. Ariens-Kappers, welche mich momentan beschäftigen, zur Zeit aber, wo dieses Buch in Druck geht, noch nicht abgeschlossen sind, lassen es als durchaus wahrscheinlich erscheinen, daß im Lobus parolfactorius ein Hirnteil gegeben ist, der sich allmählich — bei den Fischen ist er noch nicht sicher nachgewiesen — funktionell vom Lobus olfactorius geschieden hat. Ich gebe in Fig. 232a einen Frontalschnitt von Chamaeleon. Bei diesem Tier, das bei der Nahrungsaufnahme wesentlich mit der ungeheuren Zunge arbeitet, ist der Riechapparat hochgradig geduziert, nicht ein Zwanzigstel so groß wie bei den Eidechsen,

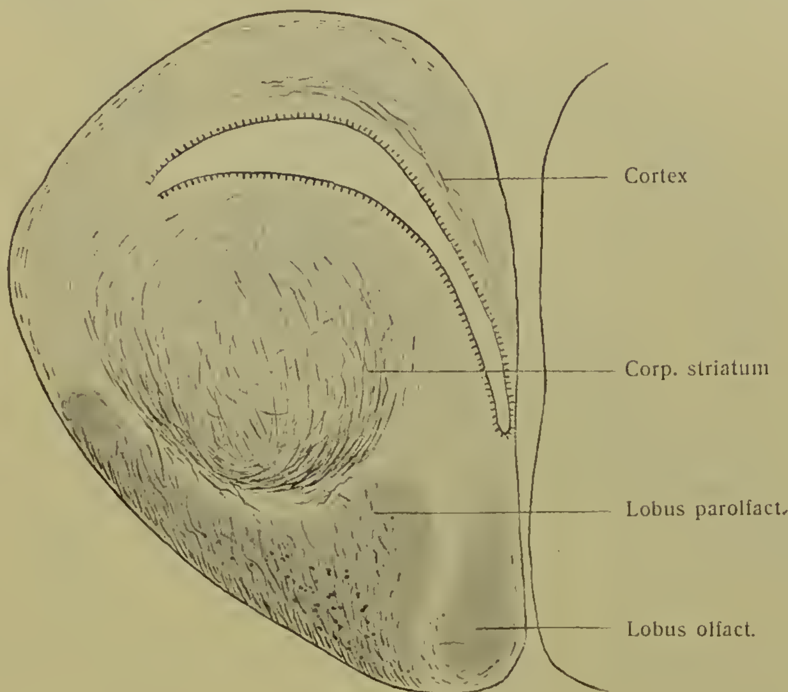


Fig. 232a.
Frontalschnitt durch das Vorderhirn von Chamaeleon vulg.

und mit ihm ist der Lobus olfactorius minimal geworden. Dagegen ist der Lobus parolfactorius ganz enorm gewachsen. An gleicher Stelle werde ich bei den Vögeln einen besonders großen Lappen demonstrieren können. Hier endet in ihm ein Zug aus dem Frontalende des Trigeminuskernes. Reizung (Kalischer) an dieser Stelle erzeugt Schnabelbewegung. Auch bei den Reptilien sehen wir von caudal her Fasern hier münden. So halten wir es für sehr wahrscheinlich, daß im Lobus parolfactorius ein Centrum für die vom Trigeminus innervierten Teile um den Mund herum, also ein Centrum des Oralsinnes gegeben ist. Dieses Centrum, das bei der Nahrungssuche wohl immer zusammen mit dem Riechapparat arbeitet, wäre bei den Cyclostomen und Fischen innerhalb der Formation des Riechlappens selbst zu suchen, dafür spricht, daß die

sekundären Bahnen des Lobus parolfactorius wie die Taenia thalami dort schon vorhanden sind.

Bei den Säugern ist der Lobus parolfactorius nur da mächtig ausgebildet, wo — Igel, Maulwurf, Gürteltier — die Schnauzenspitze eine besondere Rolle spielt.

Was im folgenden über Commissuren und Verbindungen des Lobus olfactorius mitgeteilt ist, bezieht sich zum Teil auf Bahnen aus dem Lobus parolfactorius. Wir haben die Einzelstücke bisher noch nicht genügend trennen können.

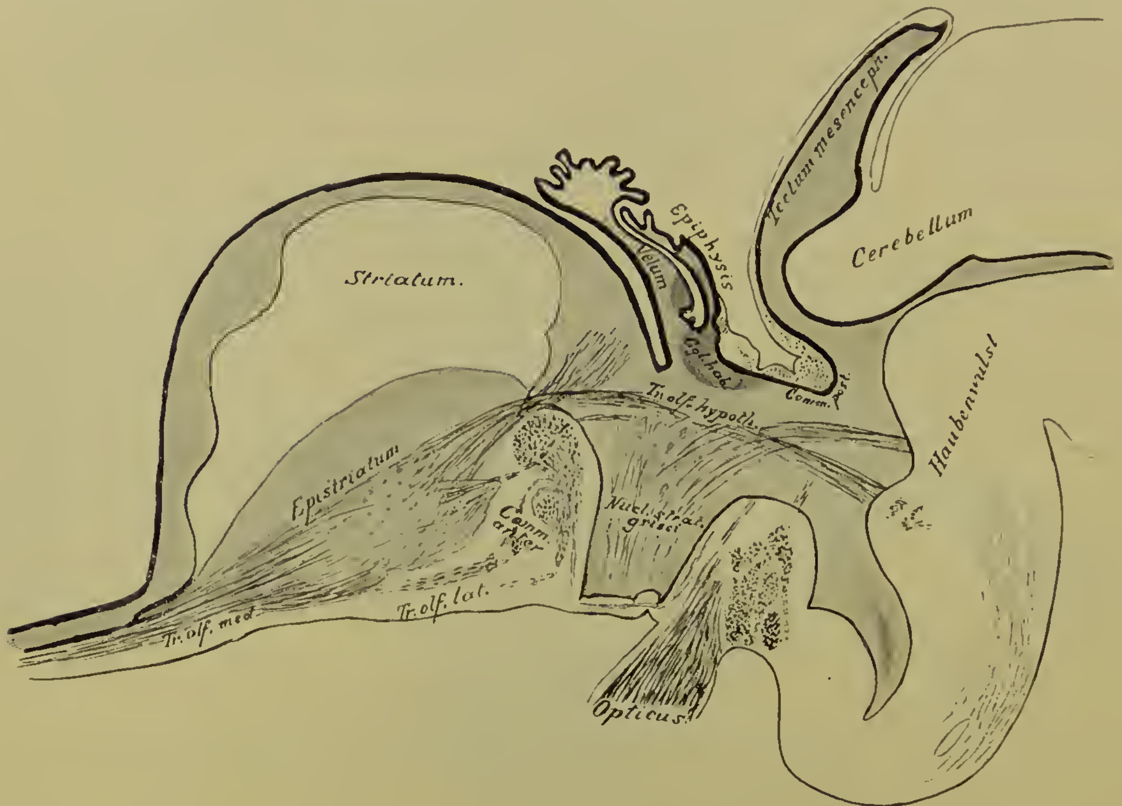


Fig. 233.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von Barbus fluv., lateral von der Mittellinie. Zeigt die Lage der Commissura anterior in der Schlußplatte an der Basis. Auch die anderen Inscriptionen zu beachten, die manches früher nicht abgebildete anzeigen.

Die Commissura anterior.

Alle Hirnteile, welche irgendwie zum Geruchsapparate in Beziehung stehen, sind mit den gleichartigen Teilen der gekreuzten Seite durch kräftige Faserzüge verbunden. Die Kreuzung, die man, alle Züge zusammenrechnend, als Commissura anterior bezeichnet, liegt in der Lamina terminalis, nahe deren Basis, Figuren 228, 233, 238 u. 180, und ist überaus konstant. Fast immer sind die Bündel bei der Kreuzung zu einem Zuge geschlossen, in dessen Querschnitt man nach Lage und Faserkaliber die einzelnen unten zu nennenden verschiedenen Faserqualitäten als Unterbündel abscheiden kann. Nur bei den Selachiern, deren Lamina terminalis zu dem enormen Schlußplattenmassiv ver-

dickt ist, liegen sie, wie bereits erwähnt, über einen guten Teil desselben ausgebreitet, nicht geschlossen zu einem Strange wie bei den anderen Tieren. Man vergl. Fig. 241.

Der Ursprung der Commissurenfasern liegt bei allen höheren Vertebraten nur an der Hirnbasis. Aber bei Petromyzon, den Selachiern und noch bei den Amphibien und Reptilien, wo ja, wie oben mitgeteilt worden ist, der Riechlappen nicht nur der Basis, sondern der ganzen vorderen Circumferenz des Gehirnes angehört, entspringen auch Anteile der Commissura anterior aus dorsalen Abschnitten der Hirnblase. Fig. 237.

Die Commissura anterior ist aus verschiedenwertigen Faserarten zusammengesetzt. Wo ihre Verhältnisse am übersichtlichsten sind, bei



Fig. 234.
Scyllium canicula. Die dorsal liegenden Anteile der Commissura anterior.

den Ganoiden und den Teleostiern, enthält sie mindestens dreierlei Fasern. Die Hauptmasse sind kreuzende Tractus bulbo-corticales, also Fasern aus dem Bulbus der einen Seite zu dem Lobus der anderen, und Tractus bulbo-, vielleicht auch lobo-epistriatici. Diese letzteren bilden bei Vögeln sicher die Majorität aller Commissurenfasern. S. Fig. 237. Dazu kommen vielleicht Tractus interbulbares, Fasern die aus einem Bulbus entspringen und in hufeisenförmigem Zuge zu dem anderseitigen umbiegen. Sie sind degenerativ noch nicht gesichert. Ebensowenig die in das zusammenfassende Schema der Fig. 231 aufgenommenen Tractus zwischen den Riechlappen. Möglicherweise gibt es auch Fasern, die nur die Epistriata verbinden.

Die Commissura anterior besitzt dann regelmäßig noch einen Teil, der nichts mit dem Riechapparate zu tun hat, vielmehr die Faserung beider Corpora striata unter einander verknüpft. Bei den Haien, wo, wie mehrfach erwähnt, die ganze Commissur weit auseinander gezogen

ist, verläuft der Striatumanteil getrennt von der übrigen Commissur, meist weiter caudal. Fig. 229, 235.



Fig. 235.
Caudalster Vorderhirnabschnitt von Spinax niger und Commissur der Striatumfaserung.

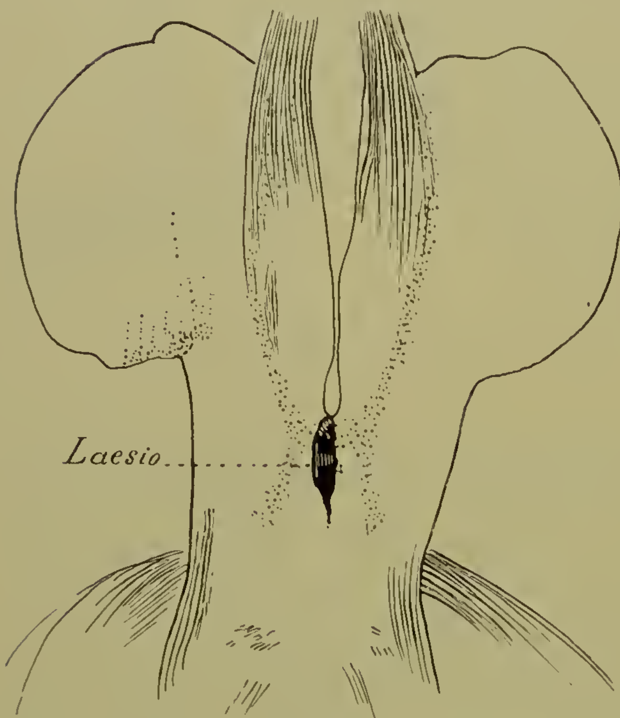


Fig. 236.
Horizontalschnitt durch das Gehirn von Cyprinus auratus. Unterbrechung der Commissura anterior, consecutive Degeneration in dem Epistratum und dem Lobus olfactorius.

Nicht konstant ist ein bei Fischen und Vögeln bisher gefundenes Bündelchen, das aus dem Epistriatum in den anderseitigen Hypothalamus kreuzt, der Tr. olfacto-hypothalamicus. Fig. 236, die caudalen Degenerationen.

Macht man in der Gegend der Commissura ant. eine Leitungsunterbrechung, wie das an dem Fig. 236 abgebildeten Goldkarpfen geschehen ist, so erhält man Degenerationen lateral im Lob. olfactorius und medial im Areal des Epistriatum.

Ein Schema der Einzelteile der Commissura anterior von einem Reptile, dessen Inhalt aber auch auf ein Amphibium bezogen werden darf, bildet Figur 237 ab.

Man erkennt zunächst, daß die basalen Abschnitte beider Gehirne durch den mächtigen Fächer, der hier als Pars corticalis bezeichnet ist, verbunden sind, daß aber auch in das dorsale Gebiet der Blase, wo

ja bei beiden Klassen noch Riechfasern enden — Pars olfactoria — Commissurfasern gelangen. In beiden Fällen handelt es sich höchst wahrscheinlich um kreuzende Tractus bulbo-corticales, Faserzüge also, die aus der Formatio bulbaris entspringend zu dem gekreuzten Riechlappen ziehen. Dann ist der zum Epistriatum aus dem Riechlappen kreuzende Zug sichtbar. Der Schnitt geht genau durch die Lamina terminalis, er muß deshalb auch Kreuzungsfasern enthalten, welche nicht dem Riechlappen allein entstammen, solche, die dem Episphaerium angehören. Diese, welche auf unserer Abbildung als Pallialcommissuren bezeichnet sind, werden später erst zu besprechen sein. Auch diese Commissuren gehören übrigens dem Riechapparate an.

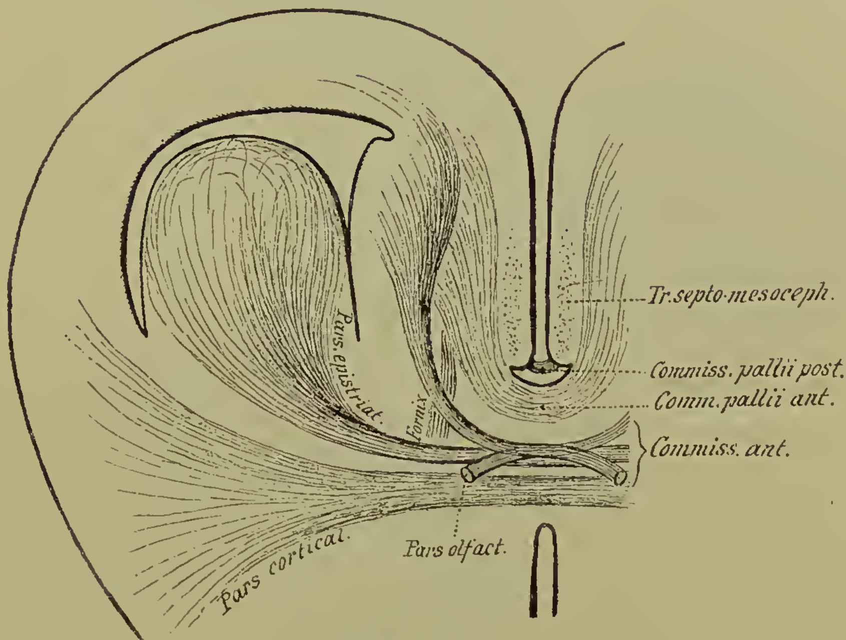


Fig. 237.
Schema der Commissuren bei einem Reptil.

Sie verbinden bei den Reptilien die basalen Riechgebiete mit dem dorsal liegenden Episphaerium und kreuzen dabei über die Mittellinie.

Fassen wir das Wesentliche über die Commissura anterior nochmals zusammen: Die Commissur besteht in ihrer Hauptmasse aus sekundären Riechbahnen, die im Bulbus olfactorius und im Lobus olfactorius entspringend hinüber zum anderseitigen Lobus oder Bulbus führen. Dazu kommt ein Anteil zu dem Epistriatum der gekreuzten Seite, der oft sehr mächtig ist und einige zum Hypothalamus kreuzende tertiäre Riechbündel.

Die Verbindungen des olfactorischen Eigenapparates.

Wir kennen also jetzt die primäre Riechbahn aus den Epithelien der Nase zum Bulbus olfactorius und eine sekundäre vom Bulbus aus-

gehende Bahn. In dieser haben wir, für die niederen Vertebraten wenigstens, zwei verschiedene Teile nachweisen können. Solche aus dem Bulbus zu der Oberfläche des Lobus olfactorius, deren größter Teil sich in die basale Oberfläche einsenkt — Tractus bulbo-corticales dorsales, ventrales und laterales. Dann Fasern aus dem Bulbus zum Epistriatum: Tractus bulbo-epistriatici.



Fig. 238.

Das Vorderhirn von Petromyzon fluv. Medialseite, nach einem Plattenmodell. Die Faserung eingezeichnet.

Diese Ganglien und Züge zusammen kehren überall ziemlich gleichartig wieder. Sie bilden den notwendigen Eigenapparat des Riechnerven.

Von den Endstätten der sekundären Riechbahnen leiten dann wieder Faserzüge weiter zu anderen Hirnteilen. Ganz konstant sind die Verbindungen mit dem Ganglion habenulae, die Taenia thalami.

Bei Myxine und Petromyzon Fig. 190 und 238 entspringt genau aus dem Gebiete, wo der Tractus bulbo-corticalis endet, ein mächtiger Faserzug, der sich direkt caudal begibt und im Ganglion habenulae

endet, zum Teil wohl auch dort nur in Commissurenfasern übergeht. Dieser Zug, der allermächtigste im ganzen Gehirn dieser Tiere, ist der Tractus olfacto-habenularis. Man bezeichnet ihn von Alters her als Taenia thalami. Das uralte Bündel gehört zu dem constantesten Besitze des Gehirnes. Es bleibt bis zum Menschen hinauf erhalten. Nach dem eben geschilderten Ursprung sollte man es für eine tertiäre Riechbahn halten, aber wenn man zu höheren Vertebraten übergeht, zeigt sich, daß es da, wo ein Lobus parolfactorius sich absondert, das ist von den Reptilien ab deutlich, aus einem eigenen ganz caudal in

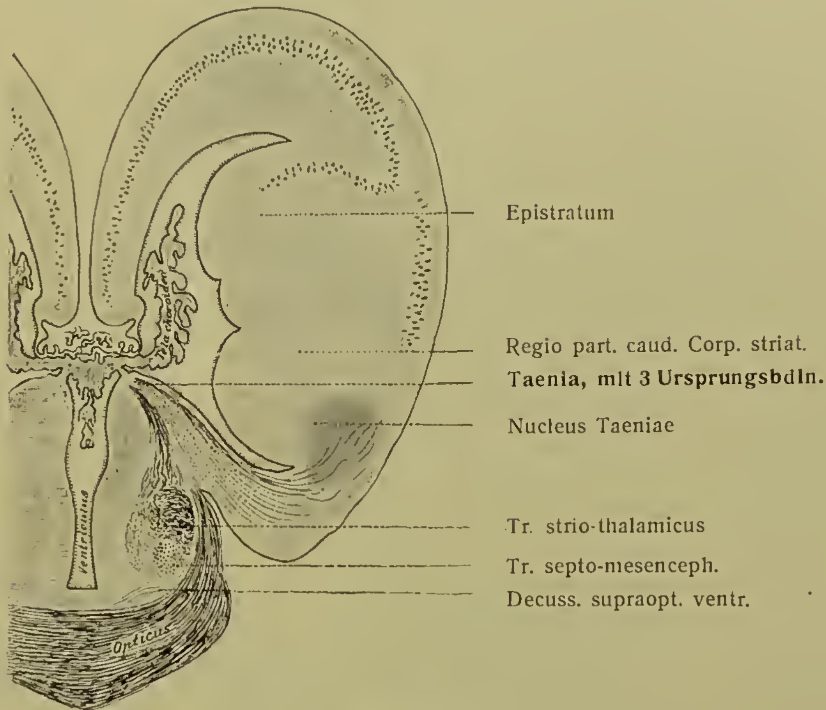


Fig. 239.

Der Ursprung der Taenia.

Frontalschnitt durch den caudalsten Abschnitt des Vorderhirnes, von der Sumpfschildkröte, Emys lutaria. Dorsal das Pallium mit der Rinde, ventral links das Übergangsgebiet zum Thalamus mit dem unten liegenden Chiasma, rechts das caudale Ende des Lobus parolfactorius, aus dem sich die Tr. olfacto-haben. abheben.

diesem liegenden Kerne, dem Nucleus thaeniae, stammt. Aus der caudalen Hirnbasis zieht bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, dann s. Bd. I auch bei den Säugern das Bündel caudal- und dorsalwärts und gelangt direkt frontal von dem Opticus dorsalwärts ziehend hinauf zu dem Ggl. habenulae. Fig. 239 ist das gut zu sehen, ebenso Fig. 242.

Es scheint, daß dieser Tractus olfacto-habenularis zum Teil aus dem Endgebiete der Riechfasern, zum andern aus dem Lobus parolfactorius stammt, wo die Trigeminusfasern für den Oralsinn enden und daß die olfactorische Portion, die bei den Cyclostomen und auch den Teleostiern allein sicher nachweisbar ist, sich erst später entwickelt. Vielleicht sind bei den Selachiern Übergangsstadien zu finden. Hier gibt es Taeniafasern aus frontalen und caudalen Partieen. Aber es

ist bei den Haien und Rochen, wo die Riechrinde einer frontalen Kappe gleich über dem Vorderhirn dorsal und ventral liegt, ist der Verlauf der Taenia ein anderer. Hier geht nur ein kleiner Teil

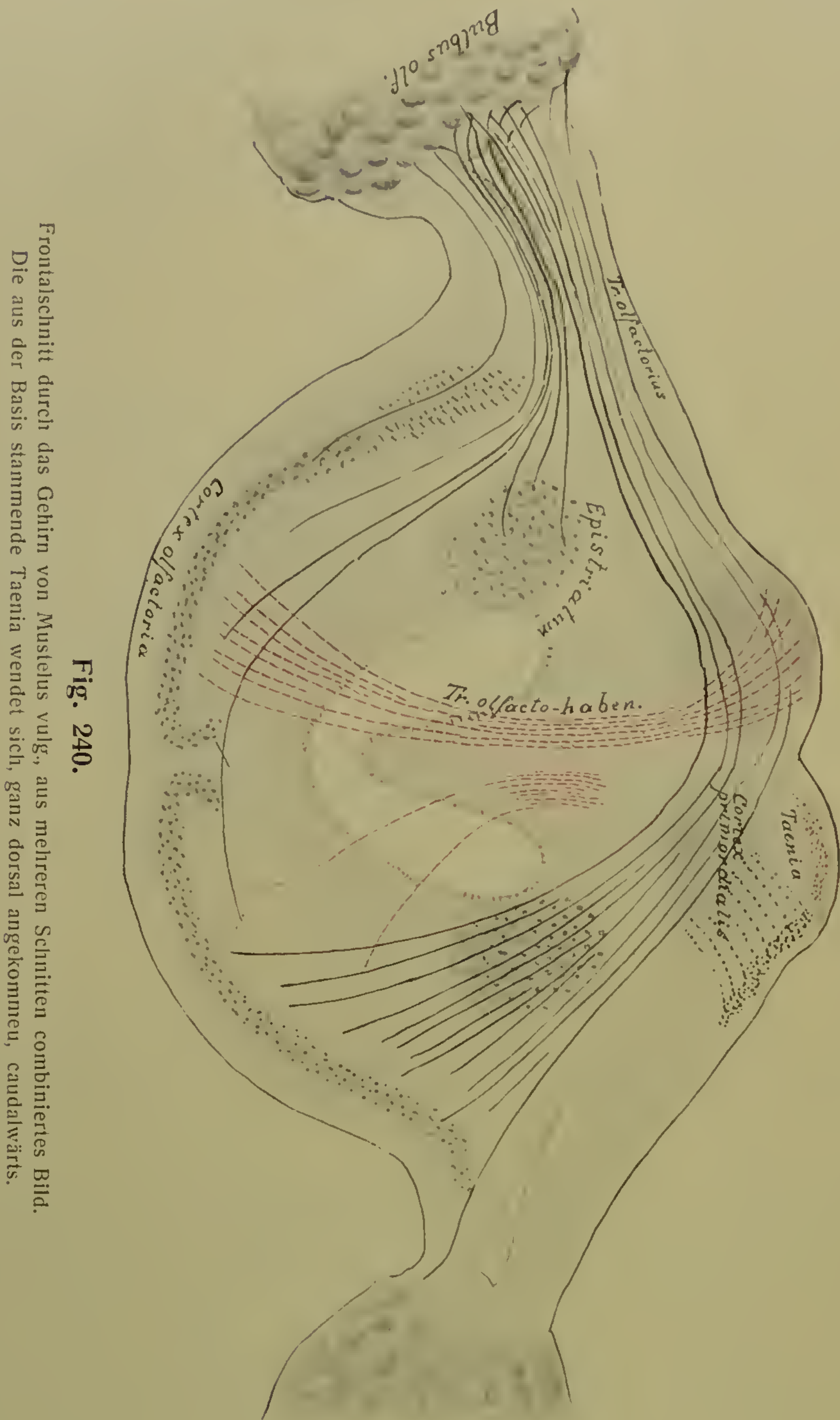


Fig. 240.

Frontalschnitt durch das Gehirn von Mustelus vulg., aus mehreren Schnitten combiniertes Bild. Die aus der Basis stammende Taenia wendet sich, ganz dorsal angekommen, caudalwärts.

direkt wie bei den anderen Vertebraten rückwärts und hinauf zum Ganglion habenulae, ein viel größerer erhebt sich aus der Hirnbasis in mächtigem median gelegenen Zuge, tritt erst frontalwärts und wendet sich dann an der dorsalen Außenseite des Gehirnes angekommen rück-

wärts zum Ganglion habenulae. Kappers. Dadurch kommen bei diesen Tieren im Vorderhirne zwei mediane Bündel zustande, denen man sonst nicht begegnet. Rot in Fig. 240.



Fig. 241.
Sagittalschnitt von Spinax niger. Der Verlauf des Tractus olfacto-habenularis an den Stellen, wo er in andere Schnittebenen fällt, punktiert.

Zu dem Tractus olfacto-habenularis treten bei den Reptilien, Vögeln und Säugern noch Fasern aus der Episphaeriumrinde. Sie bilden mit ihm zusammen erst die ganze Taenia thalami.

Wenn das Ganglion habenulae durch Vergrößerung des Thalamus, wie bei den Säugern, oder durch Verlängerung des Praethalamus, wie

bei den Selachiern, weit vom Vorderhirne abrückt, dann verlängert sich auch natürlich die Taenia. Sie verläuft dann bei den Säugern über die Oberfläche der Thalamusganglien rückwärts, bei den Selachiern, die den langen Praethalamus haben, zieht sie an der Dorsalseite dieses eigenartigen Hirnteiles dahin. Siehe Fig. 168. An Fig. 241 ist dieser ganz lange Verlauf des Tr. olfacto-habenularis besonders gut und klar zu sehen. Sie zeigt auch, etwa verglichen mit Fig. 233, die enorme Breite der Commissura anterior und orientiert überhaupt in dem bisher wenig erkannten Selachiervorderhirne.

Die Bedeutung dieses ganzen Taenia-Habenularapparates für die Hirntätigkeit ist noch unbekannt, trotzdem die freie Lage der großen Ganglien bei den niederen Vertebraten geradezu auffordert, die Folgen zu untersuchen, welche nach seiner Zerstörung auftreten.

Die anatomischen Verhältnisse sprechen durchaus dafür, daß es sich um eine im wesentlichen dem Oralsinne dienende Bahn handelt, denn bei Säugern ohne Riechlappen bleibt sie erhalten.

Durch die Taenia ist also der Riechapparat mit dem Epithalamus verbunden. Er besitzt aber auch

Verbindungen mit Hypothalamus.

Mindestens bei Selachiern, Teleostiern und Ganoiden zieht aus dem Lobus olfactorius ein direktes Bündel dahin, der Tractus olfacto-hypothalamicus, und bei eben diesen Tieren findet man ein sehr starkes Bündel aus dem Epistriatum medialer dem Hypothalamus zuziehen. Dieser Tractus olfacto-hypothalamicus durchzieht vielleicht den Hypothalamus nur um in caudaleren Gegenden der Haube gekreuzt zu enden. Er enthält übrigens schon bei Fischen an der Stelle, wo er die Vorderhirngrenze rückwärts überschreitet, Fasern aus dem gegenseitigen Epistriatum.

Verbindung des Riechapparates mit dem Mittelhirne.

Bei Fischen, Reptilien und Säugern gibt es ein basal verlaufendes Bündel aus dem Lobus olfactorius, das rückwärts bis in baso-laterale Abschnitte des Mittelhirnes verfolgt werden kann. Besonders stark finde ich es bei Chelone midas und auch bei anderen Schildkröten, wo ja der Geruch eine besondere Rolle in der Lebensführung zu spielen scheint. Basales Riechbündel.

Verbindungen des Riechapparates mit dem Vorderhirne.

Sobald sich eine Rinde im Episphaerium entwickelt, tritt der Lobus olfactorius mit ihr in Verbindung.

Dieser Tractus olfacto-corticalis ist vielleicht bereits bei den Amphibien da, tritt aber deutlich bei den Reptilien hervor Fig. 142, und erreicht bei den Säugern die hohe Entwicklung, welche im ersten Bande geschildert worden ist. Er entwickelt sich ganz medial aus dem

caudaleren Lobus olfactorius, besonders den Lobus parolfactorius, zieht an der Hirnscheidewand beiderseits dorsalwärts und senkt sich in die älteste Rinde, das Archipallium ein.

Die Rindenriechapparatbahn ist die älteste Verbindung, welche das Episphaerium mit einem Sinnesapparate einging. Es wird ihrer, schon dieser principiell wichtigen Stellung wegen, später noch zu gedenken sein, wenn wir die Entwicklung des Hirnmantels besprechen.

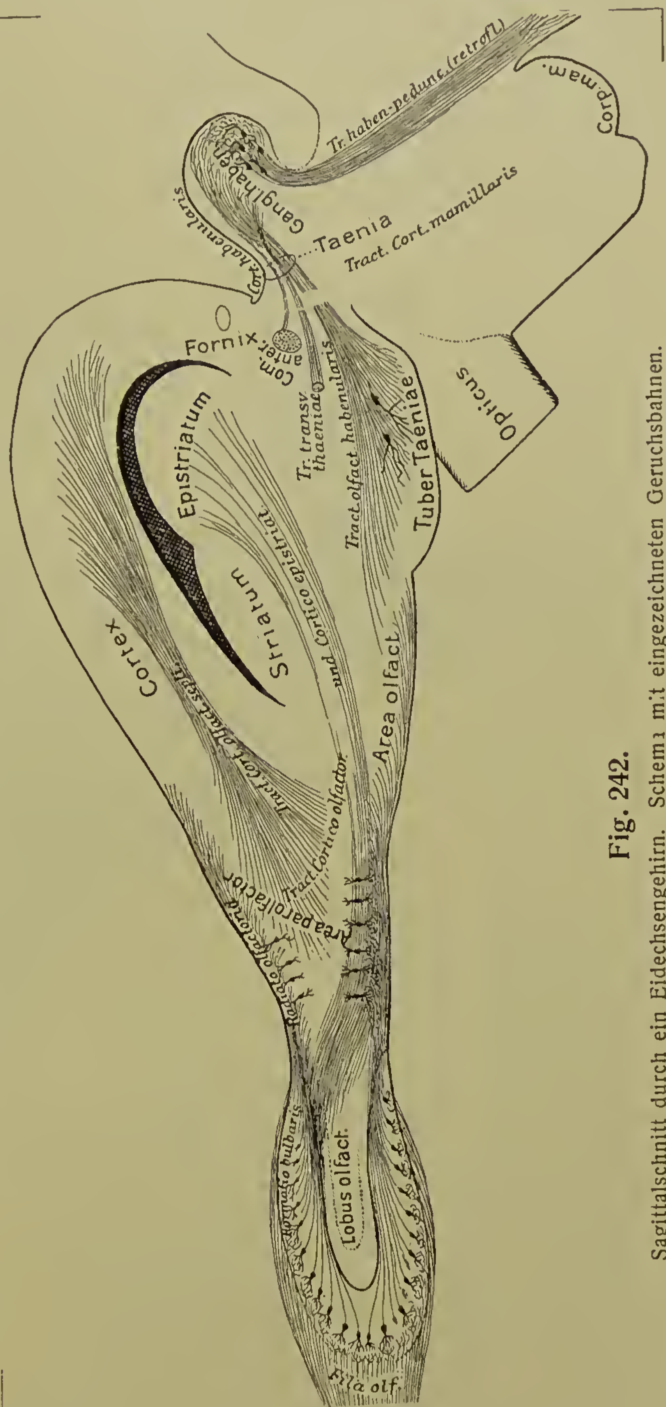


Fig. 242. Sagittalschnitt durch ein Eidechsengehirn. Schema mit eingezeichneten Geruchsbahnen.

Das Rindencentrum des Riechapparates erreicht bei den Säugern seine höchste Ausbildung. Hier entwickeln sich in ihm zahllose Associationsapparate, es vergrößert sich seine Oberfläche ganz enorm, und es kommt zur Abscheidung ganzer Lappen — Lobus cornu Ammonis, Fascia dentata. Diese Hirnteile sind aufzufassen als hochorganisierte Centren, die ihre Anregung zwar aus dem niederen, bei den Fischen isoliert vorhandenen Riechmechanismus erhalten, aber durch ihren Bau zu ausgedehnter Eigentätigkeit befähigt sind. Es addiert sich also in der Tierreihe zu dem niederen Riechmechanismus, allmählich an Ausdehnung zunehmend, noch ein höherer.

Nachdem nun so eine Übersicht über das gegeben ist, was heute für den Riechapparat der Wirbeltiere bekannt ist, lege ich Ihnen in Fig. 242 die Abbildung eines idealen Sagittalschnittes durch ein

Eidechsengehirn vor, an welchem Sie noch einmal alle die einzeln geschilderten Teile in ihrem Zusammenhange studieren wollen. Die Faserung wird Ihnen nun ohne weiteres klar sein, wenn Sie sich einmal mit den Umrissen vertraut gemacht haben. Vorn liegt der Riechlappen, bedeckt von der Formatio bulbaris, in welche die Riechnervenfäden, aus den Zellen der Nase kommend, münden. Hinter ihm an der Basis der Lobus parolfactorius, der an dieser älteren Abbildung als Area olfactoria bezeichnet ist, mit dem ganz caudal liegenden Nucleus taeniae und über dieser das Epistriatum, dem sich medial und vorn das Striatum anschließt. Über das Ganze spannt sich der Mantel aus, welcher die Rinde trägt. Das Schema ist für alle Wirbeltiere gültig, wenn Sie die Mantelverbindung weglassen, die, wie erwähnt, erst bei den Amphibien auftritt. Daß jene Rindenverbindung zum Riechen an sich nicht absolut nötig ist, das beweisen die Knochenfische, welche, mit vortrefflich ausgebildetem Geruchsapparate begabt, doch keinerlei Mantelverbindung besitzen.

Mit den Fasern des Riechnerven tritt bei allen Selachiern der Nervus terminalis, Fig. 219, in die Riechschleimhaut ein. Er stammt nach seinem Entdecker Locy aus einem kleinen, ganz medial gelegenen peripheren Ganglion, dessen Wurzelfasern sich in der Lamina terminalis verlieren.

Siebzehnte Vorlesung.

Das Vorderhirn.

2. Das Stammganglion.

Dem Riechapparate liegt das Stammganglion, Corpus striatum auf. Das ist ein etwa eiförmiger Körper, der von der Hirnbasis in die Höhle der Ventriculi cerebri hineinragt und immer, von den Fischen bis hinauf zum Menschen, an der gleichen Stelle liegt.

Er ist, weil der Hirnmantel über ihn hinwegzieht, gewöhnlich nicht am unverletzten Gehirne sichtbar, liegt vielmehr am Boden des vom Pallium oder Hirndach bedeckten Ventrikels. Nur bei den Teleostiern, wo das Pallium aus einer dünnen Membran besteht, ist er durch diese hindurch wohl erkennbar. Er bildet da den Hirnteil, welchen man gewöhnlich als Vorderlappen bezeichnet. Je mehr sich — bei Säugern — das Episphaerium und seine Faserung entwickelt, um so unbedeutender erscheint der bei niederen Vertebraten relativ so mächtige Körper.

Die Vorderlappen der Teleostier enthalten außer dem Riechapparate wahrscheinlich nur noch das Stammganglion. Eine Furche trennt an der Außenseite zuweilen beide Abschnitte wenigstens teilweise. So sieht man in Fig. 243 einen frontalen Tumor, der wesentlich Stammganglion, einen caudalen, der Lobus olfactorius ist, und einen dorsalen, der dem Epistriatum entspricht. Im Außenrelief wird das nicht immer

sichtbar, weil mächtige Gliamassen zwischen die drei Ganglien gelagert sind.

In Fig. 244 habe ich versucht, weil Ihnen ja die Verhältnisse am Menschen wohl bekannter sind, einen Schnitt durch das Stammganglion eines Knochenfisches in die mehr schematisch gehaltenen Contouren eines menschlichen Gehirnes einzuzeichnen. Sie sehen sofort, daß dann die Striatumfaserung in das Gebiet fällt, welches bei Säugern als vorderer Schenkel der Capsula interna bezeichnet wird. Bei dem Knochenfische verschwindet das dünne Mantelgebiet

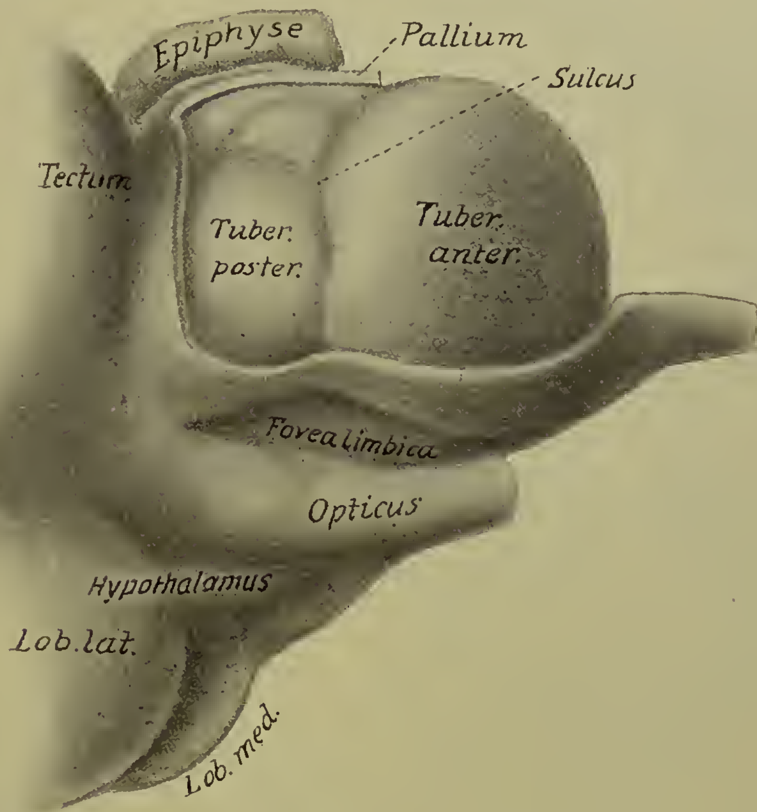


Fig. 243.
Vorderhirn von Barbus. Ventrikeldach abgetragen.

gegenüber dem Striatum fast ganz, bei dem Säuger ist das Verhältnis fast umgekehrt, bei den Vögeln aber, wo gerade das Stammganglion besondere Größe erreicht, macht dieses trotz Vorhandensein eines nervösen Mantels doch die Hauptmasse des ganzen Vorderhirnes aus.

Bei allen Vertebraten ist das Stammganglion durch eine Faserverbindung mit dem Thalamus charakterisiert. Wir sind diesem Tractus strio-thalamicus schon bei der Beschreibung des Zwischenhirnes begegnet, und ich bitte Sie, jetzt noch einmal die Figuren zu studieren, wo er gut erkennbar ist. Durch die Tractus strio-thalamici wird das Stammganglion des Vorderhirnes auf das innigste mit den Ganglien des Zwischenhirnes verknüpft. Sie sind ungemein konstant, und wenn

sie auch bei den Knochenfischen wegen Fehlens einer anderen Faserung aus dem Vorderhirne besonders leicht erkennbar sind, so ist es doch gelungen, sie bei den Amphibien, Fig. 189, 192, 193, bei den Reptilien, Fig. 158, 202, 203, den Vögeln, Fig. 250, 254, 255, und den Säugern nachzuweisen. Natürlich treten sie gerade bei den letzteren, wo die Faserung aus der Rinde in das Zwischenhirn und in caudaler gelegene Hirnteile besonders stark ausgebildet ist, zurück. Der Tractus strio-thalamicus gehört also physiologisch, weil er überall vorhanden ist, zu den Grundbündeln des Gehirnmechanismus. Er ist eines der ältesten Hirnbündel. Dem entspricht auch seine Entwicklung. Kein Bündel des Vorderhirnes wird markhaltig ehe dieser Zug voll ausgebildet ist.

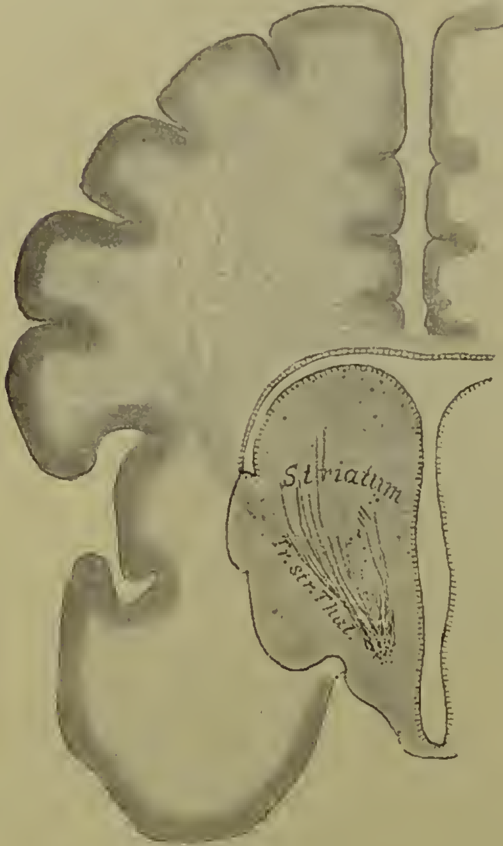


Fig. 244.
Frontalschnitt durch das Vorderhirn eines Teleostiers, Corvina nigra, nach hinten unten schräg abfallend. Eingezeichnet in die Contour eines Säugergehirnes, um das Verhältnis von Stammganglion und Mantel zu zeigen.

Der Tractus strio-thalamicus gelangt bei den Fischen nur in den Hypothalamus, bei den anderen Vertebraten aber erreicht er mit dem Auftreten anderer mächtiger Thalamusformationen auch an diese Anschluß. Schon bei den Amphibien kann man neben dem hypothalamischen Anteil den thalamischen erkennen, Fig. 193, und bei den Vögeln gar entwickelt sich dies System zu dem allermächtigsten des ganzen Gehirnes.

Im Niveau der Commissura anterior treten Fasern aus dem einen Tractus in den anderen. Daß es sich hier um einen Faseraustausch zwischen gleichartigen Systemen handelt, erkenne ich deutlich an einem Embryo von Spinax niger, bei dem nur dieser Anteil der Commissura anterior markhaltig ist. Diese Commissura (interstriatica?), welche bei den Haien von der eigentlichen Commissura olfactoria räumlich besonders weit getrennt ist, ist Fig. 235 abgebildet.

Das sind die Grundverhältnisse, die überall wiederkehren. Betrachten wir nun, wie sie bei den einzelnen Klassen verwirklicht sind. Bei Myxine und Petromyzon ist das Striatum aus der dicken Hemisphärenwand nicht durch besondere Hervorragung abgeschieden. Nur

der Ursprung des zum Hypothalamus gehenden Zuges charakterisiert eine bestimmte Stelle der ventro-lateralen Wand als Striatum. Fig. 238. Nicht wesentlich anders ist es noch bei den Amphibien. Bei den Knochenfischen läßt sich das Ganglion besonders leicht studieren. Hier besteht ja das ganze vor dem Zwischenhirn liegende Hirnstück nur aus Riechapparat und Striatum.

Ein Blick auf Fig. 230 lehrt wie da latero-ventral der Riechlappen, mediodorsal das Epistriatum und zwischen beide eingebettet das Striatum liegt.

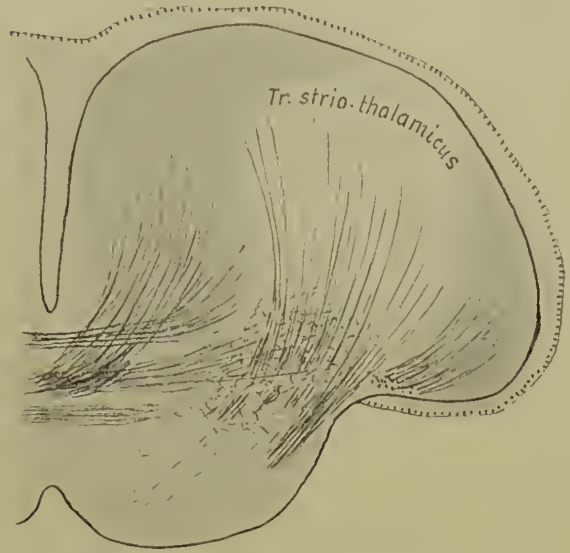


Fig. 245.
Frontalschnitt eines Salmonidengehirnes.
Der Tr. strio-thalamicus zieht im Niveau der Commissura anterior ventral.

Die Selachier besitzen ein mächtiges Stammganglion. Es ist aber mit den Seitenteilen der Hirnwand und der verdickten Schlußplatte medial so verwachsen, daß es nur zu geringem Teil in den verengten Ventrikel frei vorragt, vielmehr nur eine Abteilung des Gesamthirnmassives bildet, die durch den Abgang des Tractus strio-thalamicus wohl charakterisiert ist. Vergl. Fig. 241, 246.

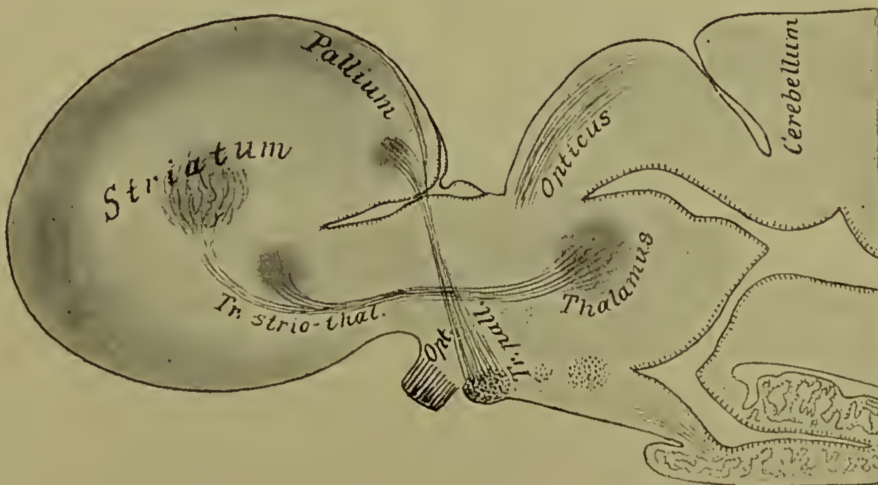


Fig. 246.
Der Tr. strio-thalamicus. Sagittalschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Rochens, Rajaart.

Bei den Amphibien, vergl. Fig. 193, liegt das Stammganglion ziemlich diffus über dem Boden und der lateralen Wand, besonders die letztere verdickend, ausgebreitet.

Bei den Schlangen, den Eidechsen und dem Alligator ragen die beiden Teile des Stammganglions von der Hirnbasis aus frei in den Ventrikel hinein, die Rinde ist nur lateralventral auf eine kurze Strecke ihnen fest verbunden; ein breiter Spalt, ein laterales Horn des Seitenventrikels liegt auf dem größten Teile der Außenwand zwischen Stammlappen und Mantel. Erst unweit der Hirnbasis verschmelzen beide zu einer Masse. Die Rinde des Lobus olfactorius und parolfactorius, welche an dieser Stelle in oft ganz regelmäßiger Lage unter dem Striatum s. Fig. 234 außen hinwegzieht, ist bei den Vögeln und den Säugern längst als ein Besonderes aufgefallen und als Streifenhügelrinde auch als Tuberculum olfactorium beschrieben.

Anders aber verhält sich das Gehirn der großen Schildkröten. Das Epistriatum ist hier nämlich enorm entwickelt und der Stammlappen auf die allergrößte Ausdehnung mit der lateralen Mantelwand verbunden. Es existiert kaum ein laterales Ventrikelhorn. Bei den Schildkröten sind auch Striatum und Epistriatum durch eine tiefe Furche geschieden. Das Epistriatum ist hier so enorm entwickelt, daß es auf eine lange Strecke hin, in den Ventrikel sich umbeugend, überhängt. Auch das Striatum ist sehr groß. In ihm vermag man bei Emys und Chelone wieder 2 Abteilungen, eine dorsale und eine ventrale, zu unterscheiden. Wahrscheinlich macht sich hier jene Teilung des Linsenkernes in Einzelglieder bereits bemerkbar, welche bei den Säugern zur Trennung in Putamen und Globus pallidus geführt hat. Dem Putamen und dem Kopfe des Caudatus entspricht, wie die durch die Tierreihe hindurch fortgesetzte Vergleichung und die Beziehungen der abgehenden Faserung zeigt, das Striatum allein. Das Epistriatum wird Nucleus amygdalae.

Die enorme Entwicklung des Stammganglionapparates bei den Schildkröten, namentlich die Ausbildung einzelner Teilabschnitte, das Verschwinden des seitlichen Ventrikelhornes und das so völlig von dem der anderen Reptilien verschiedene Hirnquerschnittbild erinnern sehr an das Vogelgehirn. In der Tat fand ich dort ganz ähnliche, nur noch weiter entwickelte Anordnungen. Das Verhältnis von Hirnrinde zu Stammlappen bei den Eidechsen nimmt schon bei den Schildkröten sehr ab zu Ungunsten der Rinde. Das Schildkrötengehirn mit seinem enormen Stamme und der geringen Entwicklung des Mantels ist dem Vogelgehirne ähnlicher als irgend ein anderes Reptiliengehirn. Seine Hauptmasse besteht, ganz wie die des Vogelgehirnes, aus dem enormen Stammlappen, über den sich ein nur kleines Mantelstück legt. Nur das Gehirn des Chamäleons hat noch sehr an die Vögel anklingende Charaktere. Hier ist es aber nicht die Epistriatumentwicklung, sondern die durch die Zungenausbildung bedingte mächtige Entwicklung des Lobus parolfactorius und das Zurücktreten des Riechapparates, die das Abweichen vom Reptilientype und das Hinneigen zum Vogeltype bedingen. Diese Über-

gangsformen sind von besonderem Interesse, denn: Bei den Vögeln erfahren das Stammganglion und der Lobus parolfactorius die mächtigste Ausbildung. Hier besteht fast die ganze Hemisphäre aus ihrer vielgegliederten Masse. Sie ähnelt dadurch so wenig den Hemisphären anderer Klassen, daß es lange Jahre der Arbeit bedurft hat, ehe es gelang die Vogelhemisphäre einigermaßen richtig zu deuten. Nach dem, was oben über die wahrscheinliche Bedeutung des Lobus parolfactorius für den Oralapparat gesagt worden ist, liegt es nahe, dessen enorme Hypertrophie bei den Vögeln und damit ein gutes Stück ihrer merkwürdigen Gehirnform auf die Ausbildung des Schnabels zurückzuführen. Es sind ja auch

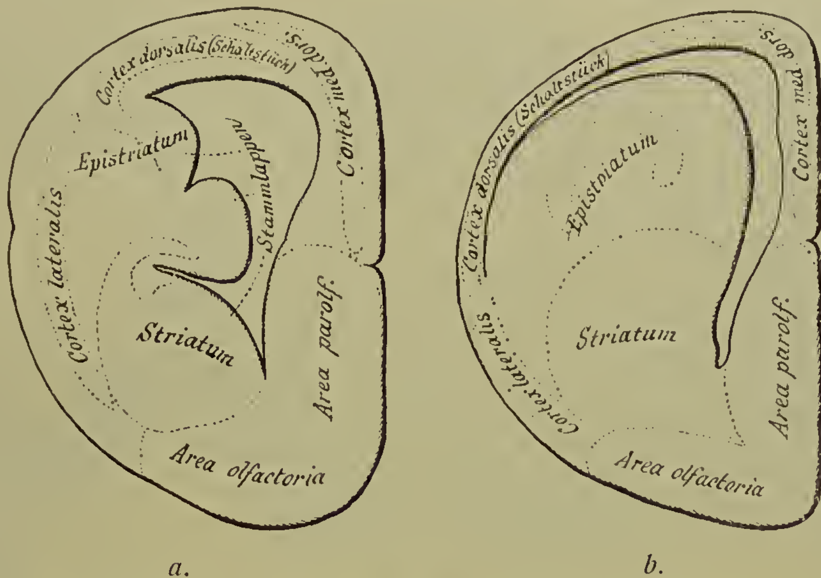


Fig. 247.

Typus eines Frontalabschnittes durch das Gehirn *a.* einer Chelone, *b.* einer Eidechse.

bei den Reptilien gerade die mit schnabelartigem Mundende, welche vogelähnliche Gehirne haben.

Die Rindenentwicklung ist minimal und die olfactorischen Abschnitte des Gehirnes sind nur wenig ausgebildet. Hier haben wir anatomisch und physiologisch eine ganz andersartige Gehirnentwicklung vor uns als diejenige ist, welche von den Amphibien über die Reptilien weg zu den Säugern führt.

Offenbar haben sich von den Reptilien ab zwei Hirntypen getrennt, der Mammalier- und der Vogeltypus.

Embryonale Vogelhemisphären gleichen sehr solchen von Reptilien. Genau wie dort liegt unter einem ausgedehnten Mantel der große Ventrikel, und ganz wie dort, erhebt sich vom Boden des Gehirnes in den Ventrikel hinein das Corpus striatum. Aber schon sehr früh beginnt das letztere zu wachsen und den Ventrikel mehr und mehr auszufüllen. Schließlich verschwindet der Pallium und Stammganglion

trennende Ventrikel ganz bis auf einen schmalen Spalt unter der Medialwand und einen ebensolchen mit ihm communicierenden im occipitalen Abschnitte. Der ganze Frontal- und Parietalabschnitt des Gehirnes wird zu einer einheitlichen Masse, in der nur jener Ventrikelrest an der Medianwand offen bleibt. Vergl. Fig. 250. Nur an dieser Medialwand ist auch wohl ausgebildete Rinde zu sehen, lateral existiert sie, aber ihre Lagen sind mit denen des Stammganglions zusammengeflossen.

Das Vogelgehirn ist immer sehr viel größer als das entsprechend großer Reptilien. Nur der Lobus olfactorius ist kleiner. Die Vergrößerung kommt nicht nur durch das Striatum zustande, sondern auch



Fig. 248.
Das Gehirn von Androglossa aestiva.

dadurch, daß sich bei den Vögeln sehr viel mehr Fasern aus Hypo- und Episphaerium zu caudalen Hirnteilen entwickelt haben, daß also das Großhirn hier an Bedeutung wesentlich gewonnen hat. Die äußeren Formen sind fast so wechselnd wie bei den Säugern und vor allem ist die relative Größe, das Verhältnis zu anderen Hirnteilen für die einzelnen Gattungen sehr verschieden. Das Mittelhirn wird manchmal zu gutem Teile verdeckt, andere Male liegt es ganz frei da. Vergl. Fig. 248.

Die größten Gehirne besitzen die Papageien und die Passeres, dann einige Spechte, Mövenarten, die Gans und der Strauß. Das Taubengehirn gehört, wie auch das der Hühner, zu den kleinsten.

Das Episphaerium, die Pars pallialis, ist glatt, eine flache Einsenkung, die beiderseits dem Medianspalt entlang zieht, die Vallecula, Fig. 248, zeigt die Stelle an, wo innen Stammganglion und Mantel

verwachsen sind. Was medial von ihr — vergl. Fig. 250 — liegt, ist die von der Verwachsung frei gebliebene Palliumpartie. Hier findet man denn auch im Inneren einen Ventrikel, der sich frontal bis in die Riechlappen und caudal bis in den Polus occipitalis erstreckt. Aus einem sehr kleinen Plexus chorioides ventriculi impar ziehen dünne Plexus in die engen Seitenventrikel hinein.

Diese Hirnentwicklung hat sehr mannichfache Typen gezeitigt, denn die einzelnen Vogelfamilien zeigen reichlich so große Unterschiede im Gehirne, wie die Säugerfamilien, und das Gehirn einer Gans ist dem einer Taube nicht ähnlicher, als etwa ein Igelgehirn dem menschlichen.

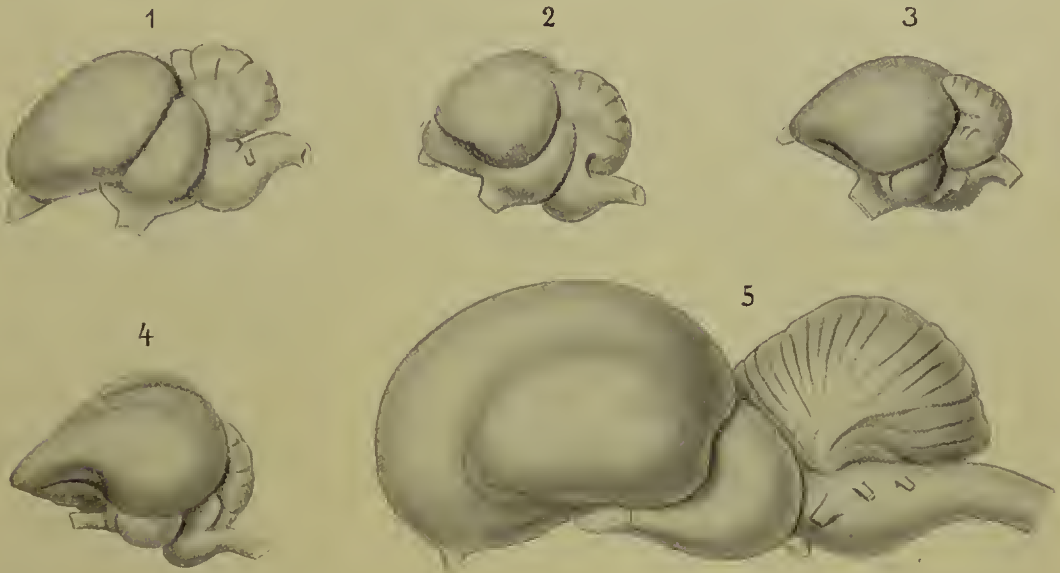


Fig. 249.

Einige Vogelgehirne von der lateralen Seite.
1. Aramides cayennensis, 2. Sterna stolida, 3. Machaetes pugnax, 4. Sittace, 5. Struthio.
Alle natürliche Größe.

Schon die äußere Form zeigt das an und deshalb lege ich in Fig. 249 eine Anzahl solcher Vogelgehirne vor, Schnitte werden auf den nächsten Seiten abgebildet werden. Da das, was den Säugergehirnen ihre Hauptmasse gibt, die Episphaeriumentwicklung, bei den Vögeln nur gering bleibt, sind alle diese Vogelgehirne auffallend klein. Man vergleiche z. B. die Gehirngröße des Fig. 249 abgebildeten Struthio mit der Gesamtgröße des Tieres.

Eine Vogelhemisphäre besteht im wesentlichen aus dem mächtigen Stammganglion, über das eine dünne Rindenschicht zieht. Diese ist überall mit dem Stamme verwachsen, nur medial nicht und auch nahe dem mediodorsalen Rande und am Occipitalpol werden Rinde und Stammganglion durch einen engen Ventrikel geschieden.

An der lateralen Seite des Gehirnes endet die Rinde an einer flachen sagittalen horizontalen Grube, die auch an den Gehirnen der anderen Vertebraten die gleiche Grenze bildet. Diese Grube, „Fo-

vea limbica", gehört also zu den Principialspalten des Vertebratengehirnes. Was medial von ihr an der Basis liegt, gehört teils zu dem Ventralabschnitt des Stammganglions, teils zu dem Lobus parolfactorius und dem Riechapparate.

Die dorsale Abteilung des Striatum wird von einem mächtigen Körper gebildet, der das Ganze überdeckt und als Hyperstriatum vorläufig zu bezeichnen wäre. Die Fasern aus der Rinde und die in ihm selbst entspringenden Züge durchmessen ihn und geben dem Ganzen ein gestreiftes Ansehen. Fig. 250. Innerhalb des Hyperstriatum verlaufen sagittal für verschiedene Arten sehr verschieden entwickelte Tractus intrastriatici, Faserbündel, welche den relativ großen Körper des Hyperstriatums in sich mehrfach verknüpfen. Sie sind bei unserem Sperling z. B. sehr gut entwickelt.

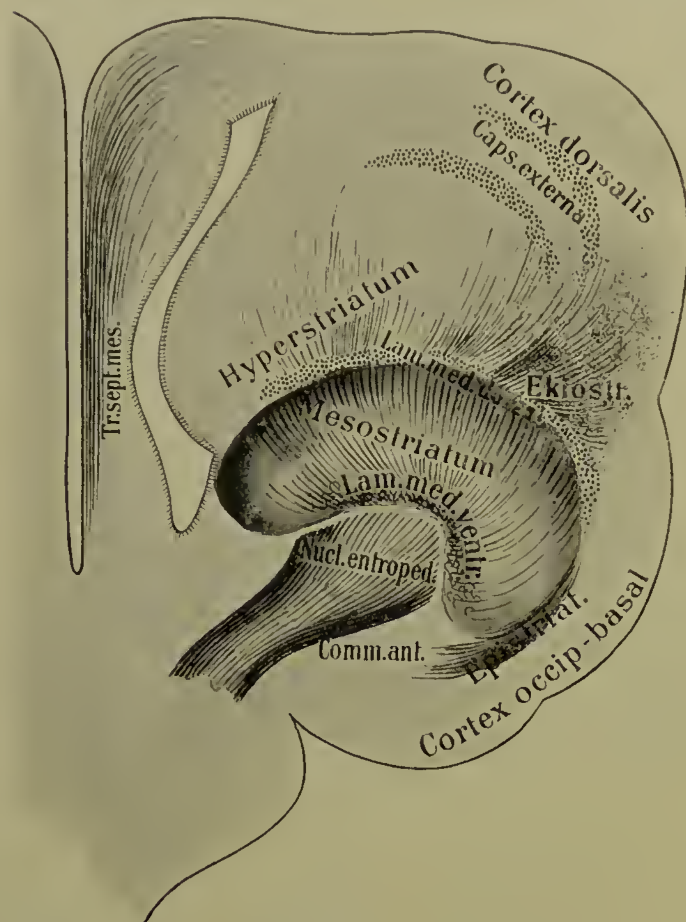


Fig. 250.
Frontalschnitt durch ein Taubengehirn, Halbschema.

Die Rindenfaserung tritt nicht direkt durch das Stammganglion hindurch, sie weicht an seiner dorsalen Grenze angekommen immer erst etwas in die horizontale Richtung ab und bildet dadurch am äußeren Hyperstriatumrande eine bald stärkere, bald schwächere Lage weißer Fasern, die man als Capsula externa in Homologie mit dem gleichartigen Abschnitte bei den Säugern stellen darf. Die gleiche Abbiegung aus dem Faserverlaufe tritt auch an der konkaven Basis des Hyperstriatum ein. Hier vereint sich die Faserung aus der Rinde mit der des Hyperstriatum zu einer komplicierten Platte vielfach sich durchflechtender Fasern, der Lamina medullaris dorsalis.

Diese bedeckt den größten Teil eines anderen, vorläufig Mesostriatum, genannten Ganglions, das sich eng jener Koncavität einschmiegt. Die Masse des Mesostriatum erreicht frontal die Hirnbasis, caudal ist sie von der mächtigen Faserung des Hirnschenkels, auf der sie aufliegt in die Höhe, in das Großhirn hinein gepreßt. Der

frontale Abschnitt zerfällt immer in zwei Zungen, die mediale, den Lobus parolfactorius und die laterale, die zunächst als Nucleus basalis bezeichnet sei und wahrscheinlich dem Lobus olfactorius entspricht. Die Ausbildung derselben variiert sehr für die einzelnen Vogelarten. Manchmal — Papageien z. B. — ist die mediale so groß, daß man die laterale erst lange suchen muß, andere Male, bei allen

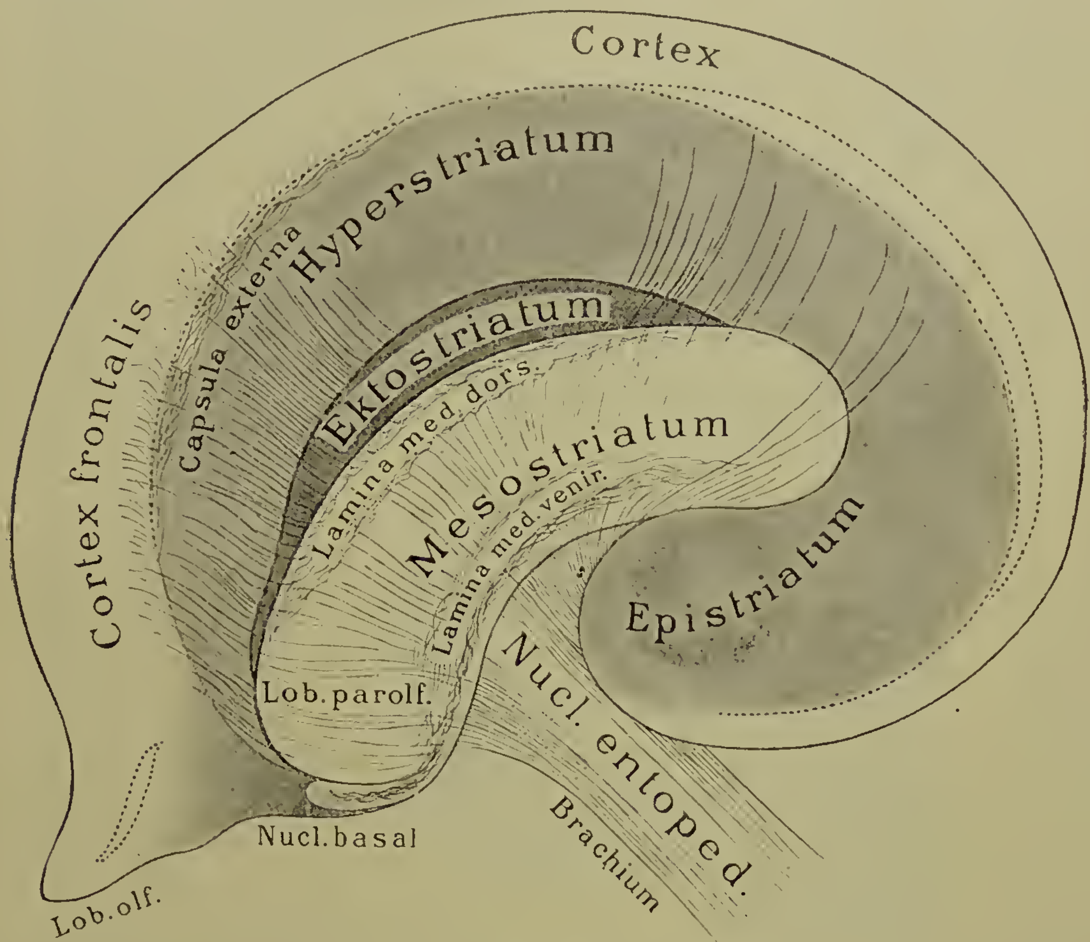


Fig. 251.
Schema eines Sagittalschnittes durch eine Vogelhemisphäre.

kleinen Singvögeln z. B., macht die laterale allein die Hauptmasse des ganzen Stirnpoles aus.

Ventral vom Mesostriatum sammelt sich die ganze Großhirnfaserung zu dem mächtigen Pedunculus cerebri. In diesen sind große Zellen eingelagert, die man neben den Fasern bis weithin in die Mittelhirnbasis rückwärts verfolgen kann. Ihr Komplex heißt Nucleus entopeduncularis. Es sei erwähnt, daß der gleiche Kern in zerstreuterer Anordnung auch bei den Fischen und Reptilien nachweis bar ist.

Am caudalen Hirnpole sitzt dem so zusammengesetzten Stammganglion ein mächtiges Epistriatum auf, das genau durch die gleichen

Faserverbindungen charakterisiert wird, wie bei den anderen Vertebraten, das aber hier eine Fortbildung zweifellos erfahren hat. Denn sowohl die Commissurenzüge als die von vorn her eintretende Faserung sind viel mächtiger, als sie dem gerade bei Vögeln so kleinen Riechapparat entspricht. Hier müssen andere Funktionen an einen bereits vorhandenen Anfang angeknüpft haben. Diese liegen in der enormen Entwicklung des Lobus parolfactorius. Die aus ihm in das Epistriatum gelangende Faserung bedeckt mit mächtigen Zügen bei allen Vögeln bald als weißes Band, bald als breiter Schleier die Unterfläche des Gehirnes. Diese Fasermasse stammt ganz aus dem Lobus parolfactorius und

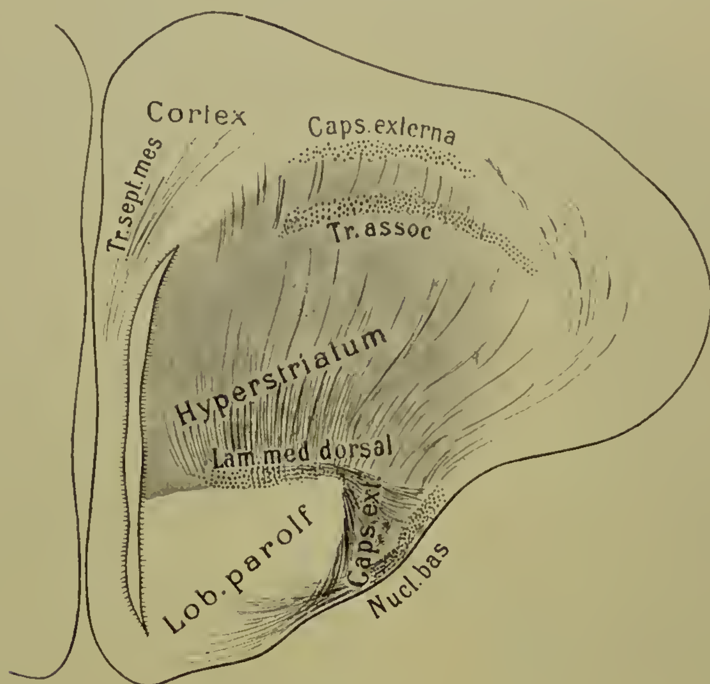


Fig. 252.
Taubengehirn. Frontalschnitt durch den Stirnpol.

seiner Nähe und endet ganz im Epistriatum, gleichseitig und gekreuzt. Sie entwickelt sich aus den vordersten Frontalebenen des Gehirnes, da, wo Stirnrinde, Riechlappen und an der Basis der Lobus parolfactorius ein bisher noch nicht völlig getrenntes Grau bilden. Fig. 252. Sie tritt sofort zur Hirnbasis und verläuft da caudalwärts, um unter dem Temporalpole zu verschwinden. Hier endet sie in dem mächtigen Kerne des Epistriatum und in seiner Umgebung. Ein Teil der Fasern kreuzt via Commissura anterior hinüber zur anderen gleichartigen Endstätte. Das Bündel, welches man Tractus fronto-epistriaticus nennen kann, entartet, wenn es frontal angeschnitten wird caudalwärts, nach Durchschneidung der Commissura anterior zum Teil frontalwärts. Der Faserzug hat sich sehr wahrscheinlich aus dem Tractus bulbo- und cortico-epistriaticus entwickelt, dem wir von den Fischen ab begegnet sind. Der olfactorische Anteil ist minimal geworden, weil der Riech-

apparat der Vögel so klein ist, dar parolfactorische aber ist mit dem Lobus parolfactorius und dem Epistriatum enorm hypertrophiert, weil sich zum olfactorischen ein starker Oralapparat gesellt hat.

Trotzdem die Commissura anterior der Vögel sehr dick ist, enthält sie doch nur sehr wenig Bahnen aus der Riechgegend zur anderen Seite und sind namentlich interbulbäre Züge auch durch Degenerationsversuche nicht nachzuweisen gewesen. Die ganze Commissur besteht

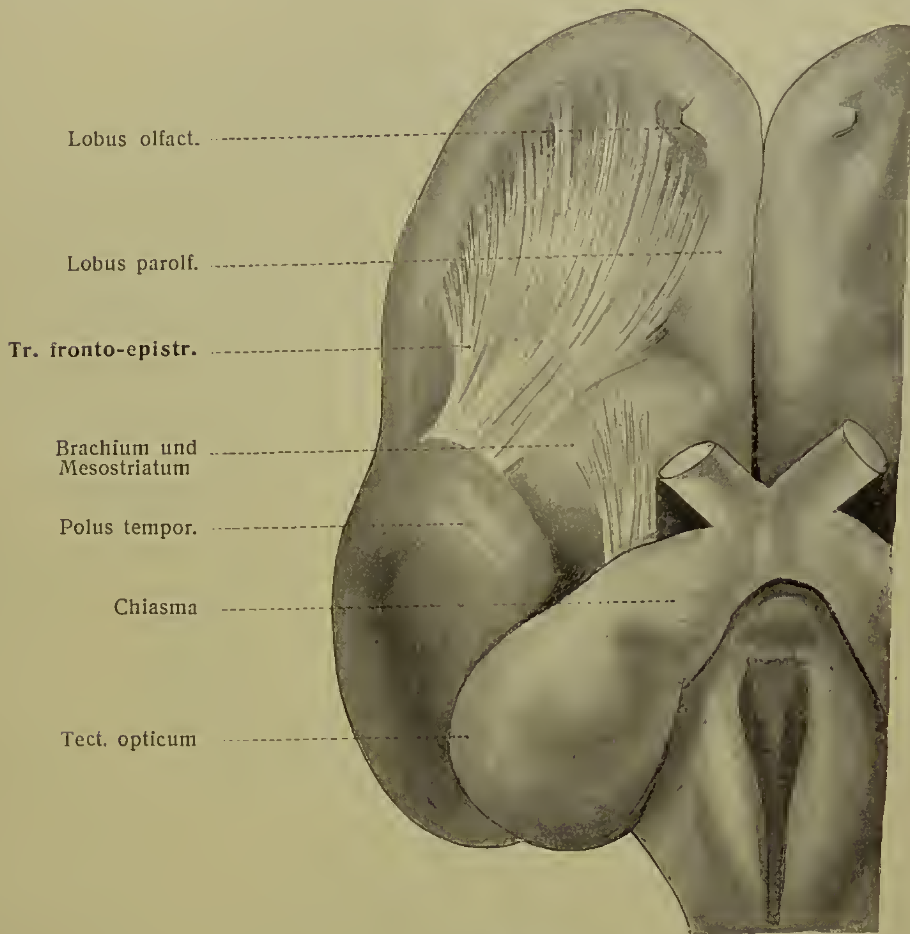


Fig. 253.
Hirnbasis eines Papagei. Der Tractus fronto-epistriaticus.

wesentlich aus den Fasern, welche zum parolfactorischen Systeme gehören, vielleicht aus direkten Verbindungsfasern beider Epistriati und schließlich einem kleinen aus dem Striatum stammenden und zum gekreuzten Hypothalamus ziehenden Bündelchen.

Kann man so das Stammganglion der Vögel im wesentlichen auf eine Weiterbildung bereits älterer Gangliengruppen zurückführen, so begegnet uns in ihm doch noch ein Teil, der bisher nur bei den Vögeln gefunden ist. Schneidet man irgend eine frische Vogelhemisphäre frontal durch, so gewahrt man nahe der Basis und dicht unter der Rinde dorsal und lateral vom Mesostriatum einen Körper, der hell weiß aus der fast grauen Hirnmasse herausspringt. Dieser durch seinen

enormen Gehalt an markhaltigen Fasern charakterisierte Abschnitt soll Ektostriatum heißen. Er bildet vor allen anderen Teilen des Großhirnes bei den Föten seine Faserung aus. Besser als eine Beschreibung wird Sie ein Vergleich der Fig. 251 mit der Lage dieser verschiedenen Abschnitte des Stammganglions bekannt machen.

Wir sind bisher einem relativ einfachen Verhalten der Striatumfaserung begegnet, hier bei den Vögeln ändert sich das mit der mächtigen Entwicklung des Stammganglions durchaus. Zwar bleibt

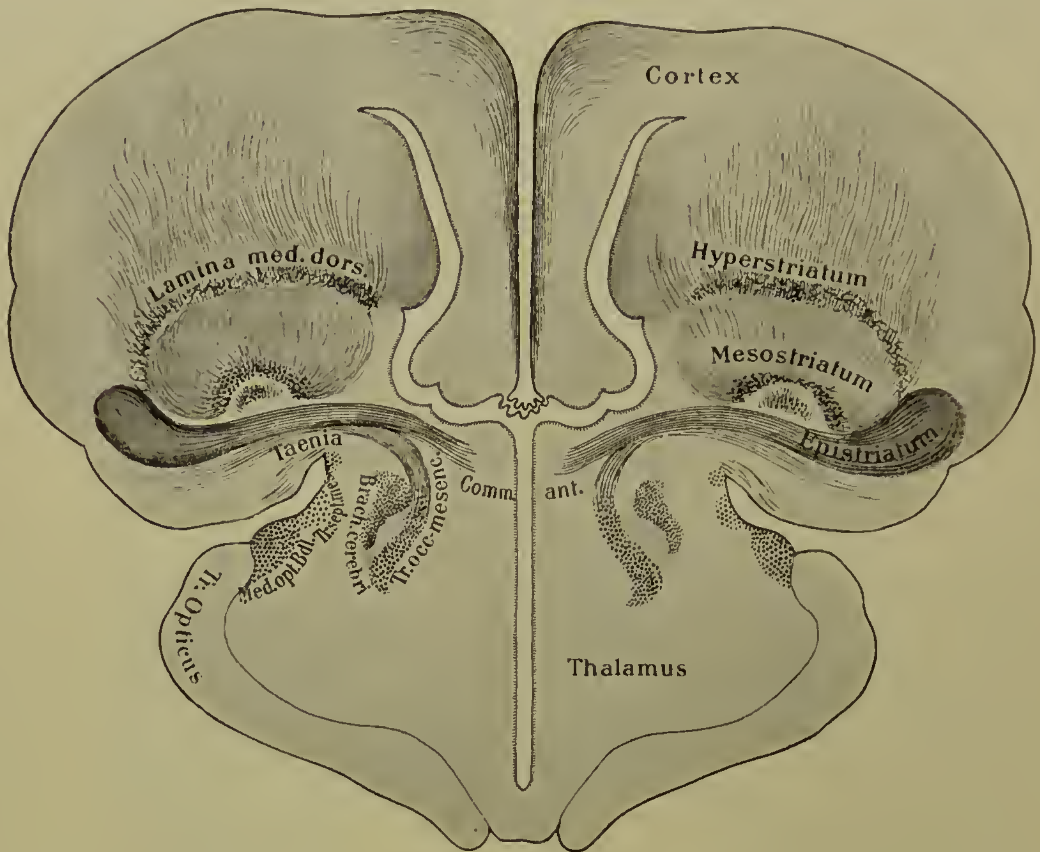


Fig. 254.

Taubengehirn. Frontalschnitt dicht hinter der Commissura anterior an der Stelle, wo sie in das Epistriatum tritt. Medial spaltet sich der Tractus occipito-mesencephalicus, die Sehbahn, ab und legt sich der Brachiumfaserung an.

das Princip erhalten, daß im wesentlichen nur die Thalamusganglien erreicht werden, aber die Faserung dorthin wird nun viel komplicierter. Da bei den Vögeln viele aus der kleinen Rinde entspringende Bahnen in das Zwischen- und Mittelhirn mit der Faserung aus dem Stammganglion zusammen verlaufen, ist die Abscheidung nur auf degenerativen Wege und auch hier nicht immer sicher möglich gewesen. (Wallenberg, Boyce und Warrington, Münzer und Wiener u. A.)

Der mächtige Gesamtkörper des Stammganglions ist durch die mannigfachsten Faserzüge mit caudaleren Gangliengruppen verbunden. Fig. 255 demonstriert, wie sie in zahlreichen Gruppen das Vorderhirn

durchmessen, um in caudaleren Hirnteilen zu enden. Die Anordnung ist eine ziemlich diffuse. Nur bei den Papageien sind die aus dem

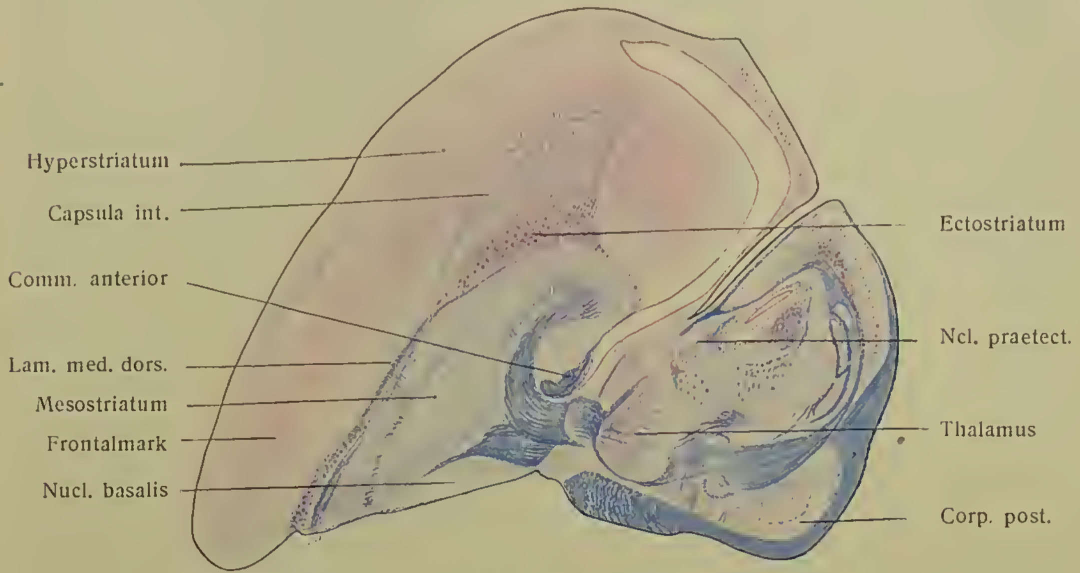


Fig. 255.
Sagittalschnitt durch das Vorderhirn der Kampfschnepfe, Machaetes pugnax. Die mächtige Großhirnfaserung strahlt caudal in Zwischen- und Mittelhirn aus.

Stirnpol caudalwärts ziehenden Fasern so stark, daß sie den Kopf des Stammganglions in eine laterale und mediale Abteilung scheiden, also eine Art Capsula interna bilden. Fig. 256.

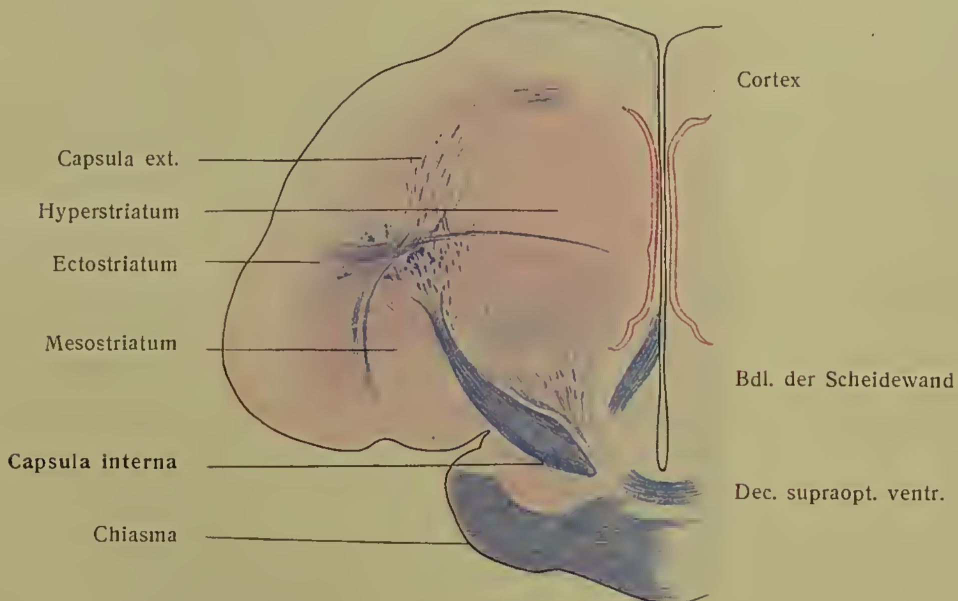


Fig. 256.
Frontalschnitt durch das Vorderhirn von Palaeornis rosa.

Wir haben bisher immer von Tractus strio-thalamici gesprochen. Schon bei der Forelle aber hat Gehuchten gezeigt, daß zu mindestens ein Teil der dahin gehörigen Bahnen aus dem Thalamus

stammt, also thalamo-striatici sind. Dies Verhalten ist nun bei den Vögeln vollständig ausgebildet. Fast alle Faserzüge des Systemes sind doppelläufig. Sie entarten zu einem Teile bei Anstechen des Striatums, zu einem anderen bei Verletzen des Thalamus.

Degenerationspräparate von Vögeln ergeben, daß aus allen Teilen des Striatumkomplexes Fasern ausgesendet werden, und daß mindestens im Hyperstriatum, wahrscheinlich aber auch in den anderen Ganglien Fasern enden. Die Hauptmasse der Striatumfaserung zieht als geeintes Bündel rückwärts zum Thalamus und zum Mittelhirne. Wir sind diesen Tractus strio-thalamici und strio-mesencephalici schon in vorigen Vorlesungen begegnet. Nur der erste der beiden Züge ist doppelläufig. Diesen Bündeln gesellt sich eine aus dem Mesostriatum entspringende Faserung. In diesem Ganglion liegt ein so enormes Geflecht markhaltiger und markloser Fasern, daß die Abscheidung von den erstgenannten Zügen bisher nicht möglich war. Die Fasern aus dem Ektostriatum verbinden dieses mit der Mittelhirnbasis oder sind doch bisher nur soweit verfolgt.

Zu ihnen gesellt sich noch die Faserung, welche den Lobus parolfactorius mit der Oblongata verbindet. Sie entartet mit einem Teil ihrer Fasern, wenn der Lobus parolfactorius verletzt wird, bis in die Oblongata und mit dem anderen bei Verletzung der Gegend frontal am Quintuskerne bis hinauf in den Lobus parolfactorius (Wallenberg). Dieser doppelläufige Zug dient wohl dem Oralsinne und bildet vielleicht die Unterlage für den Kauakt. Mindestens treten Schnabelbewegungen ein, wenn sein Frontalende gereizt wird. Tractus bulbo-frontalis und fronto-bulbaris könnte man ihn nennen.

Es ist bereits oben erwähnt, daß mit der Mehrzahl der Stammganglionfasern auch solche verlaufen, die aus den periphersten Schichten des Vogelgehirnes entspringen, denselben, die wir als Rinde auch da auffassen, wo sie mit dem Stammganglion verwachsen sind. Diese sind nun nicht scharf von der Striatumfaserung zu trennen. Deshalb erscheint es zweckmäßig dem Späteren vorgreifend hier schon die Vogelrinde und ihre Faserung zu schildern.

An der Vogelhemisphäre sind nur die dorsalen $^{3}/_{4}$ von Rinde überzogen, das ventrale Viertel, der außen und innen durch die Furche der Fovea limbica abgetrennte Hyposphaeriumabschnitt, ist ohne deutlichen Rindenüberzug. Außerdem fehlt die Rinde oder ist doch sehr atrophisch im ganzen ventraleren Abschnitte der medialen Scheidewand. Sehr gut entwickelt ist sie im medio-dorsalen und im occipitalen Gebiete. Hier ist sie durch den Ventrikel von dem Stammganglion getrennt. An allen übrigen Stellen ist sie mit ihm fest vereint.

Kalischer, der Papageien untersucht hat, ist der Ansicht, daß hier nur medial und dorsal Rinde vorhanden sei, daß alles übrige dem Stammganglion zugehöre. Dagegen spricht aber die Entwicklung, die zeigt, wie aus einer dem Reptilienhirn durchaus ähnlichen Blase mit basal gelegenem Striatum

allmählich durch Auswachsen des letzteren der mächtige fast massive Körper des Vogelgehirnes entsteht. Diese Divergenz der Meinungen wird deshalb vorgetragen, weil nach K. das Striatum bei Vögeln im wesentlichen die physiologischen Funktionen übernimmt, die bei den anderen Vertebraten die Rinde hat. Alle lateral vorgenommenen Reize oder Exstirpationen könnten in ihren Folgen nur als Striatumstörungen angesehen werden, wenn K. Recht hat. Nur Untersuchungen über die Histogenese der Rinde können hier weiter führen.

Der feinere Bau der Vogelhirnrinde harrt noch für den größten Teil der Hirnoberfläche, für alle Stellen, wo Rinde und Stammganglion nicht durch einen Ventrikel getrennt sind, der Aufklärung. Die Zellen sind da nicht so reihenförmig geschichtet, daß man eine Rindenschicht praecis abgrenzen könnte. Im Occipitalgebiete und besonders an der Medialwand ist aber eine sehr deutliche Rindenschicht nachweisbar. Ihre Elemente sind an beiden Stellen die gleichen; unregelmäßige Pyramiden, die ihren Axencylinder, wenigstens an der Medialwand, direkt in ein Bündel senden, das aus der ganzen Dicke der mediodorsalen Rinde entspringt und über ihre Oberfläche hinweg basalwärts zum Zwischen- und Mittelhirne zieht. Eine zarte Schicht tangentialer Markfasern ist weithin über die Hirnoberfläche ausgebreitet. Sie steht in direktem Zusammenhange mit den über der mediodorsalen Rinde schon sichtbaren gleichartigen Schichten. Doch sind die Maschen sehr weit, die Fasern nur wenige.

Der Rindenapparat des Vogelhirnes ist mit dem der anderen Seite nur durch wenige Fasern, Commissura pallii, verbunden. In sich aber ist der Apparat jeder Hemisphäre, allerdings nach Familien wechselnd, durch zahlreiche Associationsbahnen verbunden. So haben die Papageien, die Passeres, die Spechte und die Gans reichliche kurze, subcorticale Associationen, die bereits markhaltig sind. Bei Hühnern, Tauben und auch bei Struthio werden sie noch vermißt. Meist existieren zwei längere, aber aus kurzen Bahnen zusammengesetzte Associationsbahnen. Ein fast immer vorhandener coronaler Zug verbindet im Stirnmarke mediale mit lateralen Abschnitten und ein fronto-parietaler Zug verläuft mindestens mit seinen tiefsten Fasern vom Stirn- bis zum Scheitellappen. Diese Züge, welche innerhalb der Rinde selbst verlaufen, sind nicht scharf von der Tangentialfaserschicht zu trennen, es scheint vielmehr als stellten sie nur besondere Ausbildungen derselben dar. Fig. 255.

Die meisten Faserzüge aus der Hirnoberfläche treten nach kurzem Verlaufe durch die äußere Kapsel, siehe Fig. 250, in den Bereich des Stammganglions und mischen sich den da entspringenden Zügen innig bei. Die beiden Faserarten sind anatomisch nur selten und nur wenig besser degenerativ zu trennen, weil, so oft man die Hirnoberfläche verletzt, sehr leicht Teile des dicht anliegenden Stammganglions mitgetroffen werden. Nur ganz sorgsame Anätzungen, ja gelegentlich einfache Entblößungen des Gehirnes machen genügend oberflächliche Veränderungen, um die Rindenzüge rein darzustellen. Die Fasern aus

der Rinde und die aus dem Stammlappen laufen nun nicht nur zusammen, sondern sie haben meist die gleichen Endstätten im Thalamus und Mittelhirne. Die Stammganglionfaserung überwiegt aber in diesen gemeinsamen Zügen an Masse. Die Rindenfaserung ist bei verschiedenen Familien sehr verschieden entwickelt. Sehr kräftig wird sie bei den Singvögeln und den Papageien gefunden, sehr gering ist sie bei den Tauben, auch bei dem Strauße.

Wir wollen die einzelnen Rindenabschnitte gesondert betrachten.

1. Die Rinde der medialen Scheidewand und der oberen Hirnkante, der Cortex medio-dorsalis, besitzt außer der bereits oben erwähnten Querverbindung — Commissura pallii — und einem ganz wie bei den Reptilien zum Ganglion habenulae als Taeniazuwachs

Fig. 257.

Sagittalschnitt durch das Gehirn eines Huhnes. Das Bündel der Scheidewand.

verlaufenden Tractus cortico-habenularis namentlich zwei deutliche Faserzüge, einen dünnen ganz basal in der Scheidewand verlaufenden, aus dem basalsten Grau stammenden und im Hypothalamus endenden Zug, den Fasciculus praecommissuralis, homolog wohl dem bei Säugern sogenannten Bündel und das mächtige Markbündel der Scheidewand, den Tractus Septo-mesencephalicus. Fächerförmig in der ganzen Ausdehnung der mediodorsalen Rinde entspringend, Fig. 257, zieht dieser Faserzug bis an die Hirnbasis, umschließt da den Hirnstiel, Fig. 208, und wendet sich dann dicht vor dem Tractus opticus dorsalwärts. Die meisten seiner Fasern enden dann in einem S. 230 beschriebenen Ganglion des seitlichen Zwischenhirngebietes, bei einigen Arten aber gelangen Fasern weiter hinab bis in das Mittelhirndach, und bei der Ente und Papageien sind letzte Anteile bis in die Oblongata verfolgt worden. Fig. 93. Es scheint, daß innerhalb einer voranschreitenden Reihe immer weitere Gebiete des

Nervensystems durch diesen Faserzug mit der Hirnrinde verknüpft werden. Das Bündel gehört zu den am spätesten markhaltig werdenden des Vorderhirnes. Auch das spricht dafür, daß es später Erwerb und wohl noch in Fortbildung begriffen ist.

2. Am Frontalpole sind das Stammganglion und der Corticalapparat so zusammengeflossen, daß es nicht möglich ist sicher zu sagen, was von dem hier zuweilen mächtig entwickelten Frontalmarke dem einen, was dem anderen entstammt. Dieses Frontalmark ist bei den Straußen und den Möven wie es scheint — es sind noch nicht viele Exemplare untersucht — kaum entwickelt, auch bei den Tauben noch recht dünn, aber bei den Hühnern wird es stärker, reicher entwickelt es sich bei den Raben und den Passeres, wo dann einige Singvögel bereits kräftige



Fig. 258.

Zwei Schnitte durch das Frontalmark der Gans. Mesostr. lat. wohl parolfactorius.

Markbündel aufweisen. Die höchsten Werte aber werden erst erreicht bei den Gänsen und den Papageien. Namentlich bei den letzteren sondert sich aus der Gesamtmasse der ziemlich senkrecht zur Basis herabziehenden Fasern schon weit frontal ein eigenes kräftiges Bündel, welches das dort mächtige und weithin frontal reichende Mesostriatum durchbrechend eine echte Capsula interna zwischen einem medialen und lateralem Abschnitte des Striatum ganz wie bei den Säugern darstellt. In das frontale Markfeld mündet ein durch Degeneration nachgewiesener Zug aus dem Thalamus der Tractus thalamo-frontalis.

3. Die parietale Rinde besitzt bei den meisten Vögeln einen eigenen sagittal gerichteten Associationszug, Fig. 255, der nicht direkt mit dem frontalen zusammenhängt. Sie nimmt wie die Stirnrinde Thalamusfasern auf, aber sie entsendet auch Fasern in die Zwischenhirnganglien. Das beweisen die Degenerationen. Diese bei den verschiedenen Arten sehr wechselnd ausgebildete Faserung ist wieder bei den Papageien am mächtigsten. Vor dem Eintreten in das Hyperstriatum sammeln

sich ihre Züge, indem sie ein wenig aus der Richtung abbiegen zu einer echten Capsula externa. Fig. 256. Durch die Einstrahlung der parietalen Faserung und durch den Umstand, daß sie sich direkt zu einer gleichartig verlaufenden aus den Striatumabteilungen gesellt, entsteht in dem massiven Stammteile des Vogelhirnes eine eigenartige Streifung, die auf Fig. 259 gut zu erkennen ist. Sie wird immer da, wo andere Abteilungen des Stammganglions auftreten, durch eine Art Septum aus markhaltigen Fasern unterbrochen, welches durch Abbiegen des Stabkranzes aus seiner Verlaufrichtung aber auch etwas durch

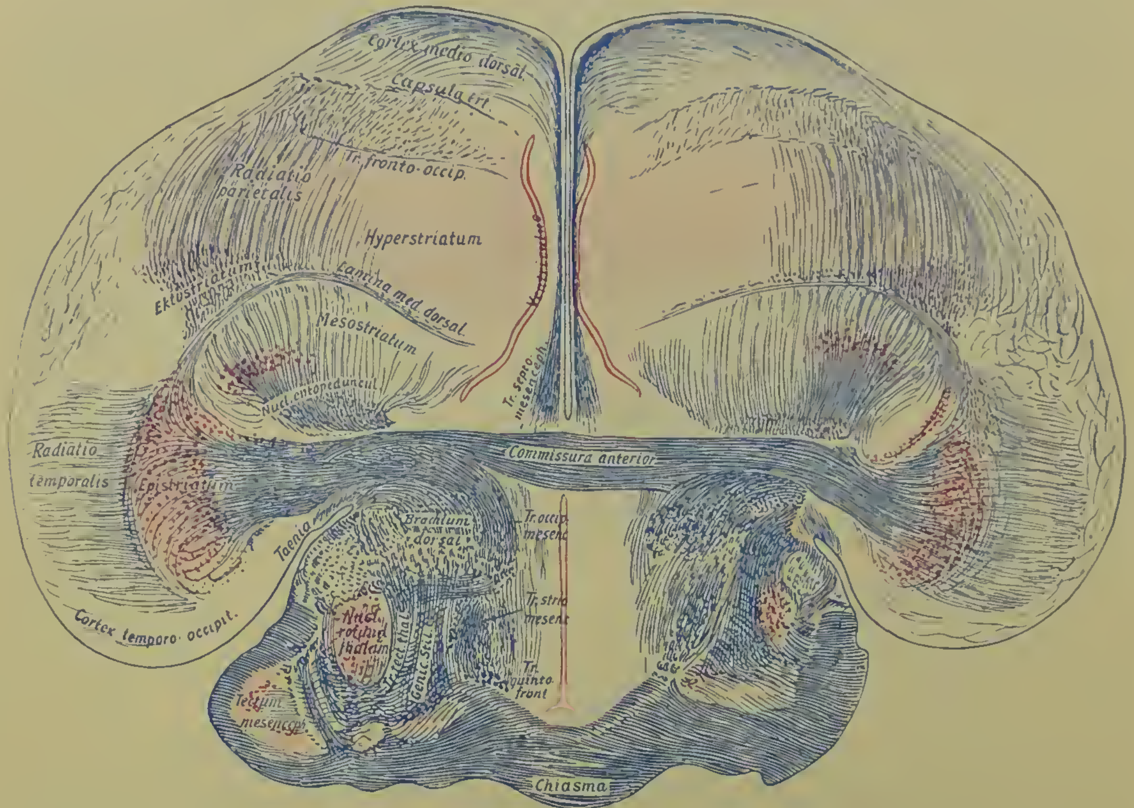


Fig. 259.

Gehirn von Protogeryx xanthoptera. Zur Demonstration der Faserung aus dem Temporalpol.

Faserdurchflechtung zustande kommt. Fig. 250, Lamina medullaris dorsalis.

4. Die occipitale Rinhe ist ein dünnes Blatt, das die dorsalen 2/3 des Occipitalpoles überzieht und in den Seitenteilen, auch basal, direkt mit dem massiven Stammlappen verschmilzt. Nahe der Mittellinie geht das ventrale Drittel durch Verdünnung direkt in einen Plexus chorioides medialis über, dem jederseits ein immer sehr kleiner Plexus chorioides lateralis entstammt.

Die Fasern aus der occipitalen freien Rinde gehen im wesentlichen zu dem Tractus septo-mesencephalicus. Eine andere Bedeutung aber hat der mit dem Stammlappen verschmolzene Abschnitt. Hier überzieht die Rinde den caudalen Abschnitt des Mesostriatum, das Epi-

striatum und den Nucleus taeniae. Mit allen verschmilzt sie zu einer untrennbaren Masse, die außen am Gehirn, vergl. Fig. 248, eine Art Polus temporalis bildet. Aus der temporalen Rinde entwickelt sich bei vielen Vögeln ein eigenes Mark, dessen Endigungspunkt bisher noch nicht bekannt ist. Fig. 259. Aus der Gesamtmasse aber und vorwiegend aus ihren basalen und occipitalen Teilen entsteht ein anderer und sehr kräftiger Faserzug, der Tractus occipito-mesencephalicus. Die Fasern entspringen aus der Rinde, vereinen sich aber, nachdem sie das Epistriatum lateral und ventral umgriffen, mit den in jenem Ganglion entspringenden Zügen der Commissura anterior zu einem einzigen und sehr dicken Bündel für eine kurze Strecke. Nahe

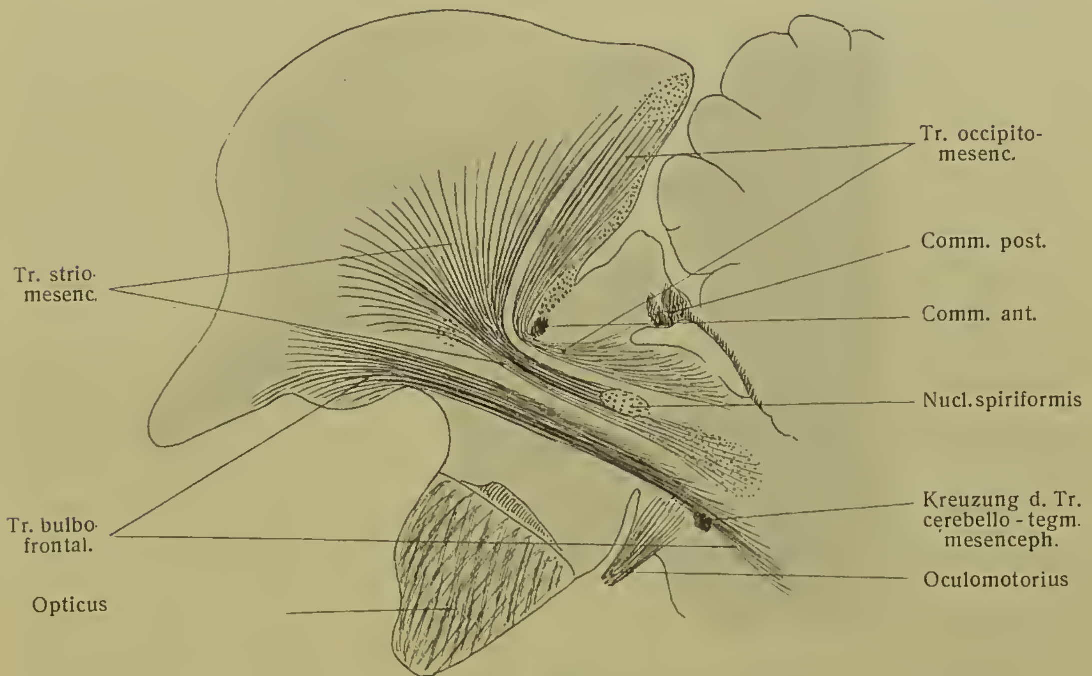


Fig. 260.

Taube. Etwas schematisierter Sagittalschnitt, lateral von der Medianlinie. Zeigt eine Anzahl der der Vorderhirnverbindungen.

der Medianlinie angekommen — auf Fig. 259 ist das alles deutlich — wenden sie sich über die Commissurfasern hinweg ventral und hier treffen sie auf die Gesamtfaserung aus dem Vorderhirne und mit ihr ziehen sie als eines der dorso-medialsten Bündel gestreckt rückwärts bis in das Mittelhirn hinein, wo sie in den Ganglienmassen enden, die das mächtige Dach ventral und frontal begrenzen — Nucleus praetectalis, spiriformis, ventrale Dachabschnitte usw. Fig. 260.

Dieses Bündel endet also im Mittelhirne nahe den Stätten, wo der Opticus entspringt. Seine Vernichtung erzeugt gekreuzte Blindheit. Bei allen Vögeln vorhanden, stellt es wahrscheinlich die centrale optische Bahn dar, der wir hier zum erstenmale in der Tierreihe begegnen. Erst bei den Vögeln ist der Großhirnapparat sicher mit den Endstellen des Sehnerven verbunden, bei den Reptilien ist das noch fraglich. Auf diesem Umstand beruht es, daß die Vögel ihre optischen Eindrücke mit sehr viel mehr Kunst verwerten als die anderen

Tiere, auf ihm beruht es, daß sie den Jäger z. B. erkennen, ihren Weg finden, daß man Vogelscheuchen Menschen ähnlich machen muß usw.

Eine besondere Besprechung verdienen noch die überaus compliciert zusammengesetzten Brachia cerebri der Vögel. Wir haben bisher ihre Einzelbestandteile je nach ihren Beziehungen zur Rinde oder zu den Abteilungen des Stammganglions kennen gelernt, lassen Sie uns nun die Zusammenordnung kurz studieren.

Bisher ist versucht worden die zur Rinde und die zum Striatum in Bezug stehende Faserung, jede an ihrem Orte zu schildern. Da aber die verschiedenen Faserkategorien, wie mehrfach erwähnt worden ist, keineswegs getrennt verlaufen, vielmehr an den meisten Stellen dicht gemischt sind, so erscheint es zweckmäßig, nun einmal diese einzeln gezeichneten Züge zusammen darzustellen. Sie treten alle an der Ventralseite des Mesostriatum als dickes weißes Markbündel frei an die Hirnbasis. Dieses Bündel heißt Brachium cerebri. Man darf es nicht mit dem Crus cerebri der Säuger homologisieren, denn bei den Vögeln verlaufen hier nur Faserzüge, die bei Säugern der inneren Kapsel angehören, Züge, die im Thalamus und Mittelhirn bereits verschwinden, das Crus cerebri der Säuger aber führt bekanntlich die Brücken- und Spinalbahnen aus dem Großhirn ab.

Macht man wie in Fig. 254 dicht vor dem Thalamus einen Schnitt durch die Großhirnfaserung, so kann man leicht eine dorsale von einer ventralen Abteilung unterscheiden. Weiter caudal im Thalamus trennen sich beide auch räumlich mehr, ja es schiebt sich bald da der Nucleus entopeduncularis zwischen sie ein. In der dorsalen Abteilung liegen wesentlich die Thalamusverbindungen, in der ventralen diejenigen, welche in das Mittelhirn gelangen. Ganz ventral liegen die bis in die Oblongata ziehenden Faserzüge.

Die folgende Beschreibung gilt nur für die Taube, weil nur hier durch systematische Degenerationsversuche von Wallenberg jedes einzelne Bündel diagnosticiert werden konnte.

In der dorsalen Abteilung liegen am weitesten lateral die Tractus thalamo-frontales et parietales, wohl doppelläufige Züge, weil sie sowohl nach Anstechen des Thalamus, als nach Verletzung der fronto-parietalen Hirnregionen entarten. Medialer findet man eine wohl auch doppelläufige Verbindung mit dem Nucleus dorsalis thalami, einen feinfaserigen Zug. Ihm liegt medial ein starkfaseriger an, welcher entartet, wenn der Thalamus selbst angestochen wird, der Tractus thalamostriaticus. Die mediale und die ventrale Faserung des dorsalen Brachiums wird durch zwei Faserbündel zum Mittelhirn gebildet, durch den S. 291 beschriebenen Tractus occipito-mesencephalicus und durch eine andere Verbindung des Mittelhirnes mit dem Striatum, den Tractus striomesencephalicus dorsalis.

In der ventralen Abteilung des Brachium cerebri verläuft zunächst ein starkes, wohl aus dem Mesostriatum und dem Ektostriatum

stammendes Bündel zum Mittelhirn, der Tractus strio-mesencephalicus ventralis, dessen Fasern die Basis des Tectalen Graues bis in die Trochlearisgegenden hin versorgen. Sie haben also ganz ähnlichen Verlauf wie der Tractus occipito-mesencephalicus.

Ganz ventral liegen dann die Bahnen zwischen Lobus parolfactorius und Oblongata.

Die Markscheiden des Vogelgehirnes entwickeln sich bei den Nesthockern wie es scheint — es liegen noch wenig Erfahrungen vor — erst wenn das Fliegen eintritt, bei einigen anderen Vögeln, den Hühnern z. B., schon in den ersten Tagen nach dem Auskriechen. Neue eingehende Untersuchungen wären sehr erwünscht.

Wenn einleitend gesagt wurde, daß das Vogelgehirn einen eigenen Typus bilde, der nicht leicht in die Entwicklungsreihe des Säugergehirnes einzugliedern ist, so hat diese bisherige Darstellung dafür Anhaltspunkte genug ergeben. Das wichtigste ist, daß abgesehen von dem bei Säugern überhaupt nicht vorhandenen Markbündel der Scheidewand kein einziger Faserzug existiert, der rein cortical entspringt oder endet. Immer treten Striatumanteile hinzu.

Bildet nun auch dieses merkwürdige Gehirn einen eigenen Typus, so darf nicht vergessen werden, daß innerhalb desselben noch ungeheure Unterschiede vorkommen. Die Differenzen zwischen einzelnen Vogelgehirnen sind nicht geringer als zwischen denen der Säuger. Das Gehirn der Taube ist von dem der Gans mindestens so verschieden, wie etwa das Kaninchengehirn vom Hundegehirn, ja von dem Papageigehirn steht es nach Faserreichtum und Ganglienausbildung sicher soweit ab, wie etwa das Hunde- vom Affengehirn.

Das Stammganglion der Vögel und der Säuger ist bisher nur in seinen hauptsächlichsten Anordnungen klar, viel fehlt noch, daß wir es, namentlich auch seinen Unterabteilungen nach, völlig übersehen. Nur eines ergibt sich jetzt schon aus den Degenerationsversuchen. Weder bei Reptilien, noch bei Vögeln, noch bei Säugern kann man durch Entfernung des Stammganglions Teile zur Degeneration bringen, welche weiter caudal als das Mittelhirn liegen. Es spricht alles dafür, daß der mächtige und konstante Hirnteil des Striatums seine Faserung im wesentlichen im Thalamus und im Hypothalamus erschöpft. Die einzelnen Bündel der Tractus striothalamici sind natürlich verschieden stark ausgebildet je nach der Größe der Thalamusganglien, zu denen sie gehen. Beispielsweise ist bei den Knochenfischen der Zug zu dem mächtigen Hypothalamus dieser Tiere ganz enorm, während er bei den übrigen Tieren oft nur schwer aufzufinden ist.

Die Vögel und die Säuger lassen im Aufbaue des Stammganglions noch eine besondere Gliederung erkennen. Bei den Säugern zerfällt

es nämlich durch die Fasern aus der Rinde, welche es durchschneiden, in einen lateralen und in einen medialen Abschnitt. Der erstere wird als Putamen, der letztere als Nucleus caudatus bezeichnet. Dem Putamen liegen aber medialwärts noch einige Ganglien an, die, in ihrem Wesen noch unverstanden, sich so dicht an jenes gliedern, daß man sie — Globus pallidus — ihm zurechnet und den ganzen Komplex als Nucleus lentiformis bezeichnet. Davon war im ersten Band ausführlicher die Rede.

In diesem Apparat entspringen die Fasern der Linsenkernschlinge und solche, welche direkt in die Capsula interna ziehen. Beide aber enden dann in den verschiedenen Ganglien des Thalamus und der Regio hypothalamica. Das aber ist genau das gleiche Verhalten wie bei den anderen Vertebraten, nur die Topographie ist geändert, weil

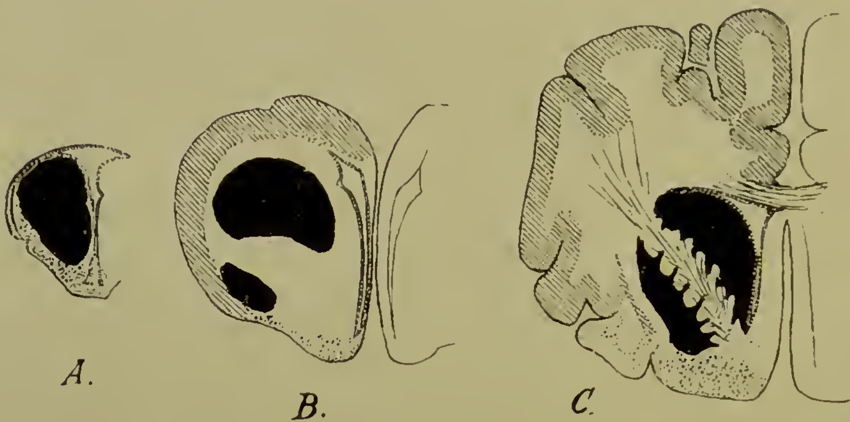


Fig. 261.

Schematische Frontalschnitte durch das Vorderhirn, um die Stellung des Striatum und seiner Faserung im Gesamtplan zu demonstrieren. *A.* Von einem Knochenfische. *B.* Von einem Vogel, nicht alle Teile des Striatums angegeben. *C.* Von einem Säuger.

die mächtige Faserung aus der Rinde, ein erst bei den Vögeln hier deutlicher auftretendes Element, das bei den Säugern volle Höhe erreicht, sich dem uralten Systeme beimengt. Bei den Säugern bildet dieser Tractus strio-thalamicus nur einen untergeordneten Anteil der Gesamthirnfaserung, weil er eben durch die stärkere jüngere Faserung überdeckt wird. Aus den Faserverhältnissen aber kann man folgern, daß der Nucleus caudatus und der nur durch die Kapsel abgesprengte Putamenkern aus dem Striatum der Fische hervorgegangen sind und wohl dem Hyperstriatum der Vögel entsprechen. Das Mesostriatum der letzteren Tiere dürfen wir vielleicht im Globus pallidus wieder erkennen. Aber auch das Epistriatum läßt sich bei den Säugern nachweisen. Dieses Ganglion charakterisiert durch die Reihe der niederen Vertebraten jener aus dem Riechapparat rückwärts zu ihm gehende Faserzug und die Verbindung mit dem gleichen Ganglion der anderen Seite durch die Commissura anterior. Nun existiert ein Faserzug aus der basalen Rinde bei den Säugern, welcher rückwärts ziehend zu

einem bisher als Nucleus amygdalae bezeichneten Ganglion endet, und ganz in die Nähe dieses Ganglions lassen sich Commissura-anteriorteile verfolgen. Durch die bekannte Krümmung des Säugergehirnes ist die Lage dieses als Taenia semicircularis bekannten Zuges eine solche geworden, daß man in ihm nicht ohne weiteres den Tractus olfacto-epistriaticus erkennt. Aber es läßt sich zeigen, daß es sich in der Tat nur um einen aus dem Riechfelde stammenden und an der Vorderhirnbasis rückwärts ziehenden Tract handelt. Nur liegt er jetzt dem Thalamus medial an, zwischen ihm und dem Nucleus caudatus die Grenze bildend. Weil eben der mächtige Thalamus der Säuger sich in seinen Weg geschoben hat und ihm das Erreichen des Endganglions nur auf einem Umwege ermöglicht. Das Ektostriatum ist bisher nur bei den Vögeln erkannt.

Achtzehnte Vorlesung.

Das Vorderhirn.

3. Das Episphärium. Pallium.

Mit Riechapparat und Stammganglion haben wir das Hyposphärium geschildert, welches den Vorderhirnen aller Vertebraten gemeinsam ist. Wir können uns nun zur Behandlung des variablen Teiles des Vorderhirnes, des Episphaeriums wenden. Es wird gewöhnlich als Mantel, Pallium bezeichnet. Der Name Hirnmantel ist seiner Zeit für die Säuger erfunden worden und bezeichnet da den ganzen dorsalen Abschnitt der Vorderhirnblase. Da nun aber bis zu den Amphibien hinauf ein Teil des Dorsalabschnittes noch dem Riechapparate angehört, der bei den Säugern nur basal liegt, so ist es zweckmäßiger für den neu auftretenden Dorsalabschnitt der Hirnblase den Namen Episphaerium einzuführen. Die Amphibien entwickeln erst aus dem caudalen Abschnitt ihres Hirndaches ein Episphärium, die frontale gehört nach dem Hyposphärium an. Das Wort Pallium auf beide Teile angewendet, würde zum Palaeencephalon gehöriges mit dem Neencephalon zusammenwerfen. Von den Reptilien ab ist der Ausdruck Episphaerium und Pallium als identisch zu gebrauchen.

Riechapparat und Stammganglion sind ältester Besitz des Vertebratenvorderhirnes, bei Myxine und Petromyzon noch besteht die ganze Vorderhirnblase aus nichts anderem. Aber schon bei dem letzteren Tiere erkennt man im Dache der Hirnblase jederseits eine Stelle, welche mit eigenartigen pyramidenähnlichen Zellen versehen ist und keine Riechfasern mehr aufnimmt. Jedenfalls entwickeln sich etwa am gleichen Orte bei den Amphibien zahlreiche Hirnteile, die nicht mehr Tractus bulbo-corticales aufnehmen und sie sind dann der Ausgangspunkt für die mächtigste Entwicklung geworden, welche am Gehirne innerhalb

der Tierreihe erfolgt ist. Aus ihrer Weiterentwicklung sind die Hemisphären hervorgegangen, welche beim Menschen den Schädel erfüllen, aus ihr hat sich das große Seelenorgan entwickelt, das die Säuger so hoch über die anderen Vertebraten hinaushebt.

Wollen Sie dafür nochmals die Fig. 223 vergleichen, an der die Entwicklung des Episphaeriums mit einem Blicke zu übersehen ist. Man sieht wie es in der Reihe enorm an Größe zunimmt. Eine Furche, die Fovea limbica trennt das Episphaerium von dem Hypo-

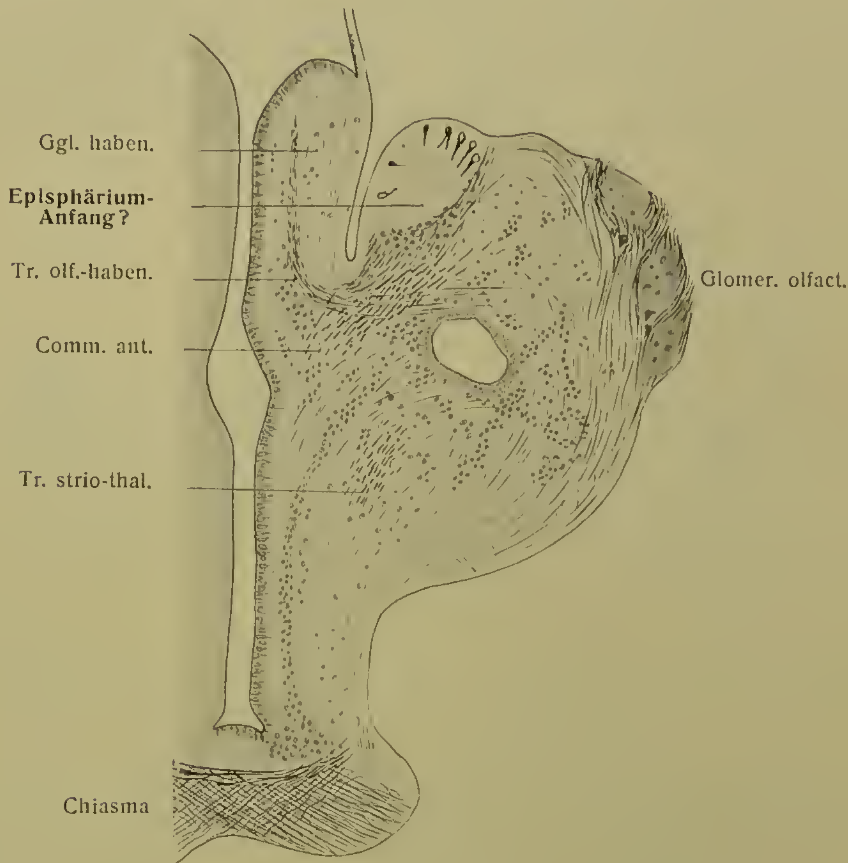


Fig. 262.
Frontalschnitt von Petromyzon fluv.

sphaerium; dieses letztere wird immer mehr an die Basis gedrängt, schließlich bei den Vögeln und Säugern rein basal.

Die Verfolgung der Episphaeriumentwicklung scheint mir das allerinteressanteste Problem der ganzen Hirnanatomie, weil wir mit ihr auch das Werden des großen Seelenorganes verfolgen, auf dem unser ganzes Denken beruht. In mannichfachen Publikationen früherer Jahre habe ich zu der ganzen Frage Stellung genommen. Einiges, was ich früher gesagt, hätte ich zurücknehmen, anderes zu verbessern, denn man kann in so wichtiger Sache den Endstandpunkt nicht leicht finden. Heute glaube ich immerhin in der Lage zu sein, auf langjährige Arbeit gestützt ein sichereres Bild als früher zu entwerfen.

Die Entwicklung des Episphaeriums aus den ersten Anfängen bei den Amphibien läßt sich fast kontinuierlich bis zu ihren höchsten Graden verfolgen. Nur muß man einzelne aberrante Anordnungen aus der Reihe ausscheiden. Die wichtigsten finden sich bei den Vögeln, wo die mächtige Ausbildung des Striatums den vom Episphaerium getragenen Rindenapparat sehr zurücktreten läßt.

Andere begegnen uns in der Reihe der Fische.

Es ist früher gezeigt worden, daß bei den Ganoiden und den Teleostiern die Hirnwand lateral abbiegt, sich also nach außen umschlägt. Dadurch wird verhindert, daß sich ein nervöser Dachabschnitt bildet, es bleibt zwischen den beiden massiven Seitenteilen nur eine dünne Membran als Decke des Ventrikels. Ob und wie viel Episphaeriumanteil in den abgebogenen Seitenhälften, etwa an deren Dorsalkante, schon liegt, das ist bisher nicht ermittelt. Wenn bei den Dipnoern diese Exversio sistiert, dann kommt eine dünne Blase zustande, die dorsal nur häutig geschlossen ist. In die ganze Blase münden (Burckhardt und Bing) Riechfasern, sie ist also Lobus olfactorius, aber es ist möglich und bisher aus Mangel an geeignetem Material noch nicht festgestellt, daß der caudale Abschnitt bereits Episphaeriumteile enthält. Jedenfalls ist es so bei dem dem Dipnoergehirn schon sehr nahe stehenden Amphibiengehirn.

Bei den Selachiern findet man beiderseits von der Lamina supraneuroporica im caudalen Dachabschnitte immer einen Höcker, in dessen Tiefe ein eigenes Ganglion, Fig. 240, 265 Urinde eingelagert ist. Dieser Höcker ist auf Fig. 263 A sehr gut sichtbar. So deutlich wie bei Galeus canis ist er auch bei Scyllium, Spinax, Chimaera, Fig. 167, aber bei anderen Selachiern, den Rochen namentlich, ist er in der ungeheuren Masse des Gesamtvorderhirnes ausgeglichen. Diese Höcker sind vielleicht erste Episphaeriumanlagen. Das enorme Schlußplattenmassiv am Vorderende des Selachiergehirnes läßt die paarige Anordnung der Vorderhirnausstülpung gar nicht in Erscheinung treten. Nur im Bereiche der Episphaeriumanlagen erkennt man in nach allen Arten wechselnder Deutlichkeit den paarigen Aufbau.

Die Auffassung dieser paarigen Höcker des Selachiergehirnes als Episphaeriumanlagen gründet sich darauf, daß hier keine oder doch nur fragliche Riechnervenfasern enden, daß sicher keine Züge der Commissura anterior hierher gelangen und daß genau am gleichen Orte — vergl. das Schema Fig. 203 — die sichere Episphaeriumentwicklung der höheren Vertebraten einsetzt.

Diese Gegend ist auf Fig. 264, einer aus älteren Auflagen dieses Buches stammenden Figur, bereits als „Pallium" bezeichnet. Sie erhält aus dem Hypothalamus einen dort dicht hinter dem Chiasma kreuzenden Faserzug, den Tractus pallii der Fig. 264 das Mantelbündel. Da er nach Anstechen des Hypothalamus frontalwärts entartet, Wallenberg, wird man diesen uralten Faserzug als Tractus

hypothalamo-corticalis bezeichnen dürfen. Ein Bündel von ähnlichem Verlaufe haben die Säuger im Fornix, aber dieses entartet in umgekehrter Richtung, kann also mit dem Tractus pallii nicht identisch sein. Der letztere verläuft, nachdem sich seine Fasern dorsal von den Ganglienzellen ganz auf der Außenseite und Oberseite des Gehirnes gesammelt haben, an der Lateralseite herab, zieht dann dicht unten

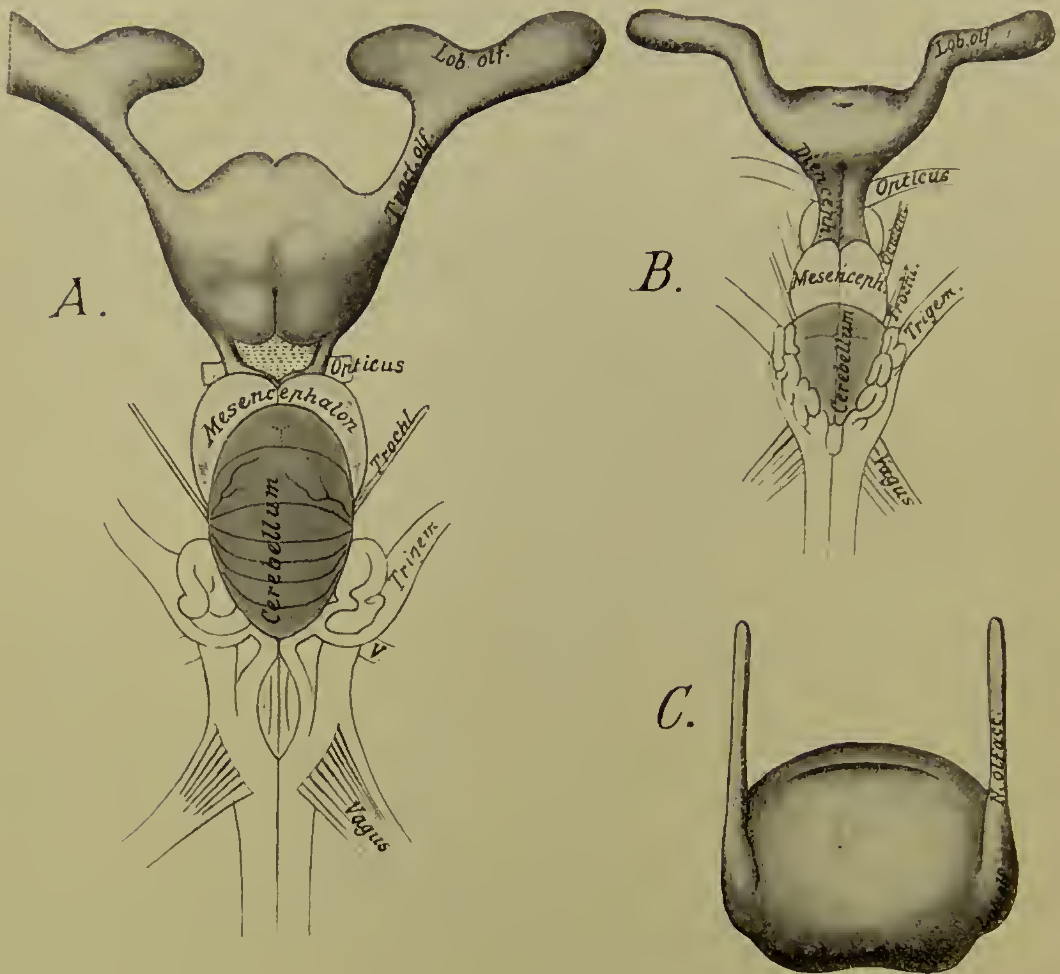


Fig. 263.

Einige Selachiergehirne, von oben gesehen, zur Demonstration der verschiedenen Entwicklung, die bei verschiedenen Arten das Vorderhirn erfährt. *A* von Galeus canis, *B* von Raja miraletus, *C* von Carcharias (nur Vorderhirn), alle in natürlicher Größe (nach Rohon). An *A* hinter dem verdickten Vorderhirn die dünne Platte der Tela chorioidea entfernt, so daß man in die Tiefe der (schraffierten) Zwischenhöhle hineinblickt.

medial vom Opticus in den Hypothalamus, um dann zu kreuzen. Die letzten Enden der Kreuzung verschwinden in den Seitenteilen des Hypothalamus. Fig. 215.

Und nun entwickelt sich weitergehend bei den Amphibien und Reptilien und immer sich weiter vergrößernd bei den Säugern dieser dorsale Abschnitt der Vorderhirnblase; er bildet in sich eine Hirnrinde aus, macht, weil der Schädelraum nicht Platz genug für deren Massen-

entwicklung bietet, Windungen und Furchen, entwickelt einzelne Lappen nach dem Occipital-, dem Temporalpole

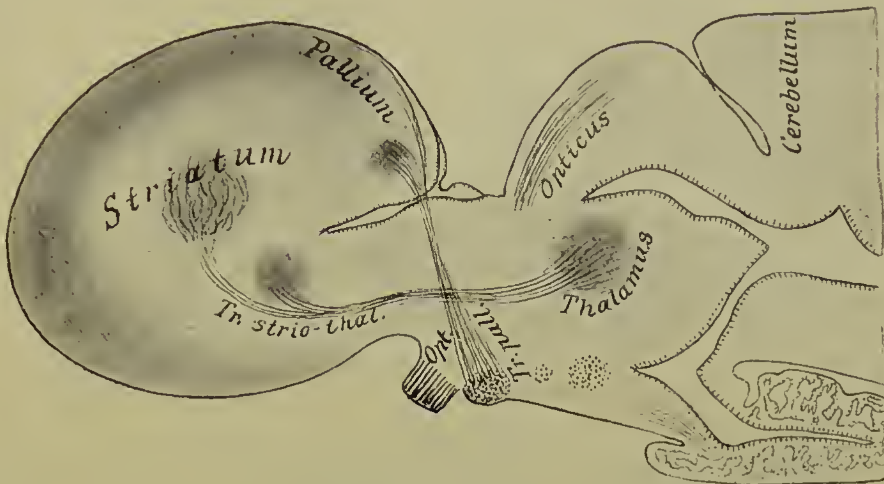


Fig. 264.
Sagittalschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Rochens, Raja.

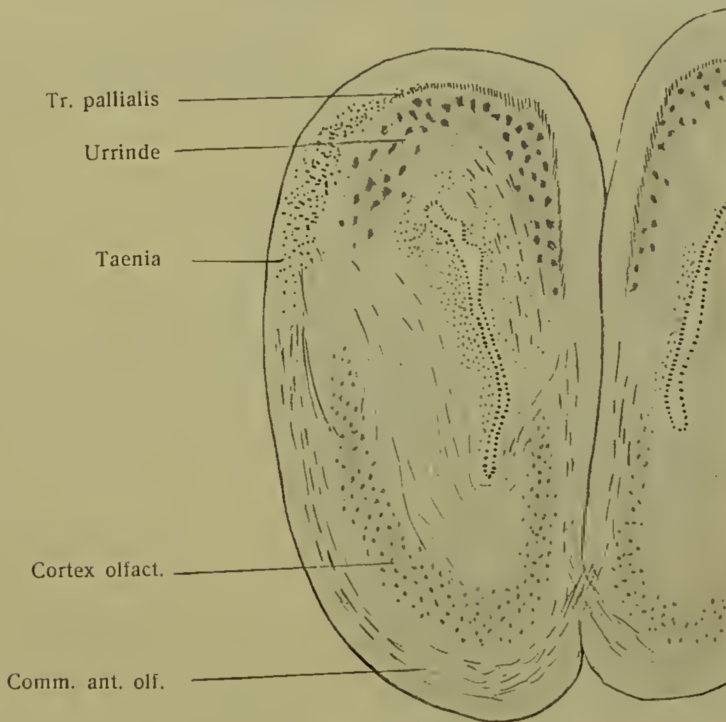


Fig. 265.
Episphäriumkern — Urrinde — an einem Frontalschnitte durch das Gehirn von Spinax niger demonstriert.

zu, kurz er wird allmählich zu dem mächtigsten Teile des ganzen Centralapparates. Und in gleichem Maße gewinnt er physiologisch einen Einfluß auf die tieferen Centren, auf die Apparate, die bei Fischen und Amphibien noch

ganz selbständig arbeiten. All das haben wir in der heutigen Vorlesung näher zu studieren.

Ich will um zunächst eine Art Gesamtübersicht dieser Entwicklung zu geben, einige Halbschemata Ihnen vorlegen.



Fig. 266.

Schemat. Sagittalschnitt durch ein embryonales Forellengehirn.

In Fig. 266, welche ein Forellengehirn darstellt — dieser wie alle folgenden Schnitte sind ein wenig seitlich von der Medianebene gedacht — ist nur das Hyposphaerium sichtbar, ein Episphaerium wäre in den auf dem Schnitt natürlich nicht sichtbaren Lateralteilen zu suchen. An seiner Stelle liegt hier nur die dünne Epithelmembran des Vorderhirndaches.

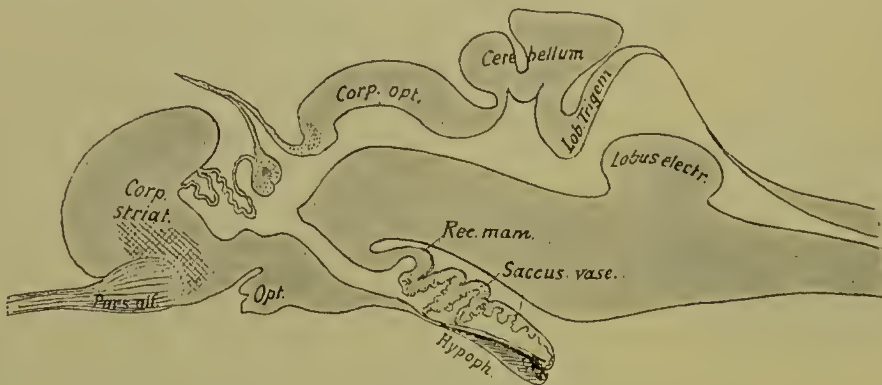


Fig. 267.

Sagittalschnitt durch ein Rochengehirn.

An dem Selachiergehirn der Fig. 267 ist die Episphaeriumanlage in dem dorsalen Abschnitt der dicken Vorderhirnmasse nicht scharf abgegrenzt. Erst an dem Amphibiengehirne, Fig. 268, läßt sich ein deutliches nervöses Pallium gut abgrenzen.

An dem Reptiliengehirn, Fig. 269, differenziert sich eine reine Rindenschicht, die dann bei den Säugern so gewaltige Ausdehnung erlangt, daß die in der Fig. 270 angedeuteten Faltungen eintreten.

Umgekehrt erkennt man, daß an dem Fig. 271 abgebildeten Vogelgehirne die Rindenentwicklung nicht sehr weit gediehen ist und daß überhaupt das Episphärium gegen das enorme Hyposphaerium zurücktritt.

Wir gehen bei der Beschreibung der typischen Hemisphären, die wir von den Amphibien an aufwärts immer finden, am besten von der

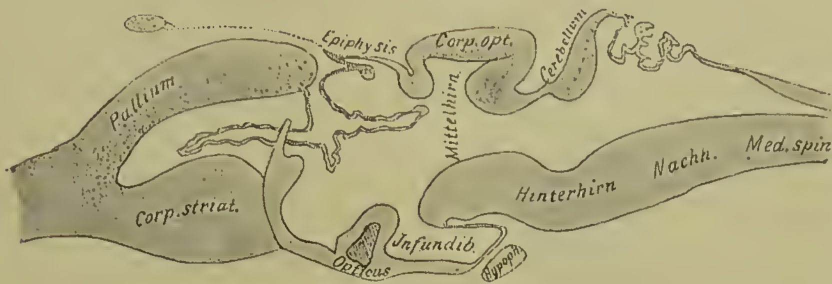


Fig. 268.
Sagittalschnitt durch ein Amphibiengehirn

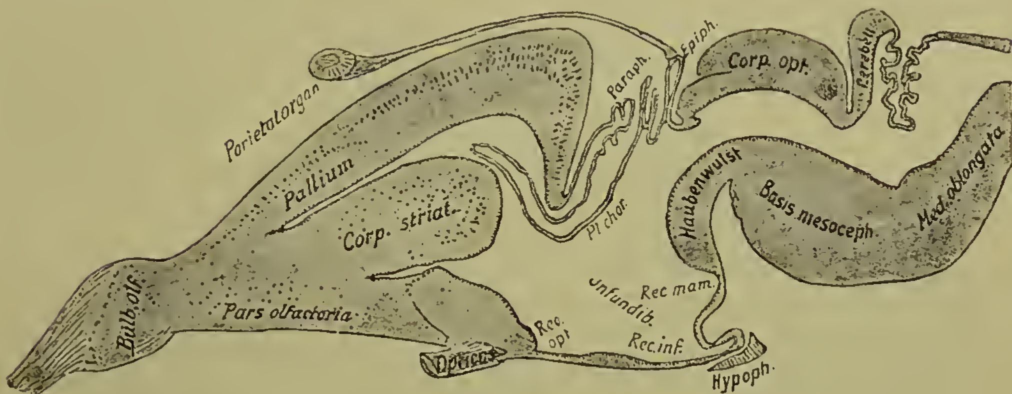


Fig. 269.
Reptiliengehirn. Schema eines Sagittalschnittes.



Fig. 270.
Sagittalschnitt durch ein Säugergehirn. Schema.

einfachen Form eines Eies aus, indem wir annehmen, daß die Eiform frontal sich in die Lobi olfactorii verlängert, während an der medialen Seite, derjenigen, welche der anderen Hemisphäre zugewendet ist, eine

so starke Abplattung stattfindet, daß nur ein senkrecht verlaufender Spalt zwischen beiden Hirnhälften bleibt.

Mitten in diesem Spalte sind die beiden Hirnhälften unter sich durch die Schlußplatte verbunden, welche in nach vorn konvexer Linie, wie Fig. 268 zeigt, von oben nach unten verläuft. Aber die Hemisphären haben sich nicht nur nach vorn von der Schlußplatte hin entwickelt, sie dehnen sich vielmehr sowohl dorsal als ventral von ihr gewöhnlich noch ein Stück aus. Das dorsale Stück ist occipitalwärts gerichtet und mag als Polus occipitalis pallii bezeichnet werden, das ventrale, das bei Amphibien und Reptilien nur in kleiner Andeutung vorhanden ist, siehe Fig. 273, soll Polus temporalis heißen. In beide erstreckt sich natürlich der Hohlraum der Hirnblase hinein, so daß dieser auch ein Hinterhorn und bei den Säugern ein Unterhorn erhält.



Fig. 271.

Vogelgehirn. Schema eines Sagittalschnittes.

Die wirklich fast eiförmigen Hemisphären der Amphibien sind diesem schematisch beschriebenen Gehirne am ähnlichsten. Aber schon bei den Reptilien weist die äußere Form, je nach den Familien, recht deutliche Unterschiede in der Entwicklung auf, und wenn man gar zu den Vögeln und Säugern aufsteigt, so begegnet man bald den allermannigfachsten Formen.

Zunächst ist eine bei den Amphibien kaum angedeutete Furche zwischen Episphaerium und Hyposphaerium zu erkennen, die außen unten am Palliumrande verlaufend, als Fovea limbica bezeichnet wird. Sie trennt jedesmal den Riechapparat vom Mantel. Dann bietet die Entwicklung der einzelnen Pole wesentliche Differenzen. Man hat den Polus frontalis der niederen Vertebraten auch schon als Stirnlappen, den Polus occipitalis als Schläfenlappen usw. bezeichnen wollen. Das ist aber falsch. Denn das, was bei den Säugern diese Namen führt, hat sich erst sehr spät entwickelt. Der Lobus occipitalis, der Säuger z. B., existiert bei den Reptilien noch gar nicht, er tritt erst bei den

Vögeln auf. Was bei den Reptilien occipital liegt, entspricht, wie unten gezeigt werden soll, ganz anderen Hirnpartien. So entständen, wollte man etwa den schon bei den Reptilien Occipitallappen genannten Hirnteil weiter aufwärts in die Tierreihe verfolgen, die allergrößten Schwierigkeiten. Lobus occipitalis, um bei dem einmal gewählten Beispiele zu bleiben, ist nicht allein eine Hervorragung am Occipitalpole, sondern eine ganz bestimmte Hirnpartie mit specieller Rindenbeschaffenheit und festen Beziehungen zum Sehnervenursprunge. Ein Lobus frontalis tritt überhaupt erst bei den Säugern auf, ja bei den niedersten derselben fehlt er wohl noch ganz, um sich bei den Primaten, ja erst beim Menschen zu seiner vollen Höhe zu entwickeln. Der Mantel am Stirnpole der Reptilien hat rein gar nichts mit dem nun einmal Lobus frontalis genannten Hirnabschnitte gemeinsam.

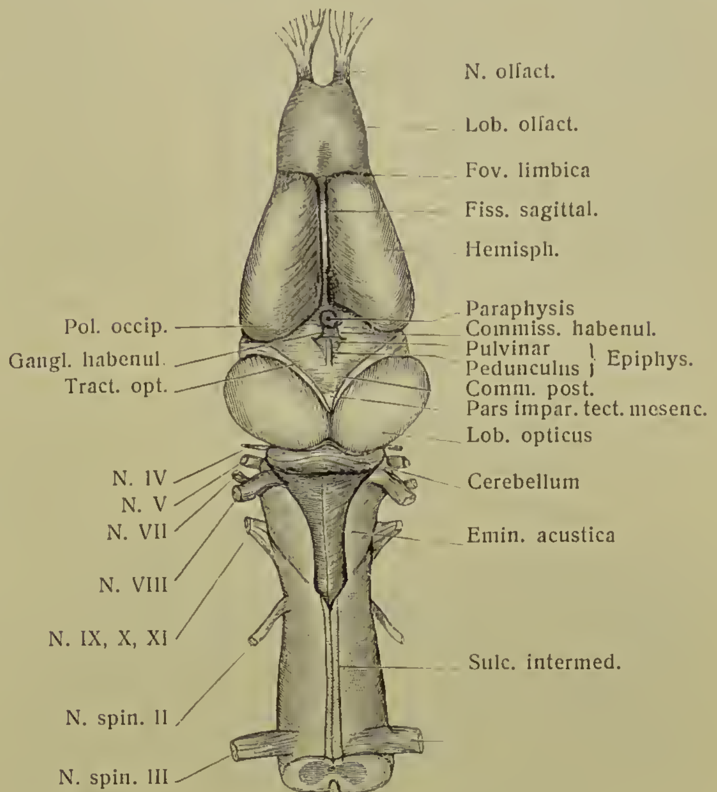


Fig. 272.

Gehirn des Frosches. Dorsalansicht. Nach Gaupp.

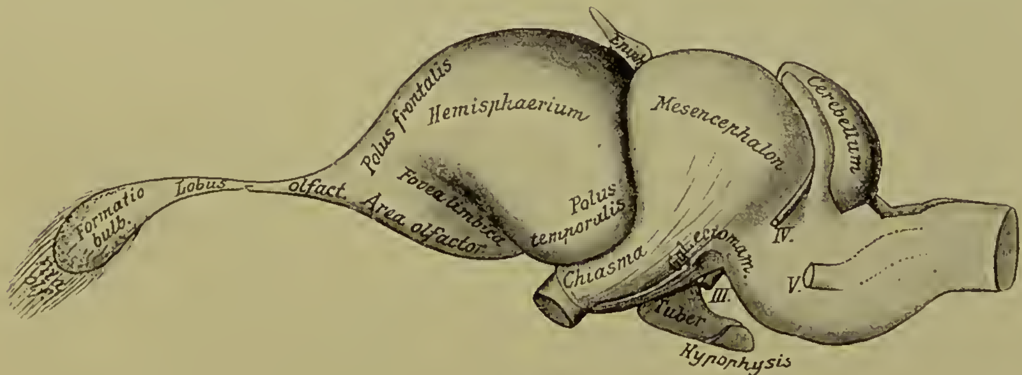


Fig. 273.

Äußere Form des Eidechsengehirnes, Varanus griseus. Vergr. ca. 4 : 1.

So kommt es, daß schon bei niederen Vertebraten die einzelnen Familien verschiedene Hirnform erkennen lassen. Wenn Sie z. B. das oben abgebildete Eidechsengehirn mit demjenigen einer Schildkröte,

Fig. 274, vergleichen, so wird Ihnen die gedrungene Form bei der letzteren sicher sofort auffallen. Sie ist einerseits durch die Einwicklung des Striatums bedingt, welche, wie ich in der letzten Vorlesung Ihnen mitgeteilt habe, das Schildkrötengehirn dem Vogelgehirne sehr nähert, andererseits aber ist sicher auch die Ausbildung des Schädels nie ohne Einfluß.

Etwas complicierter als die Außenseite der Hemisphären ist die Anordnung der medialen Wand. Auch sie hat bei den Amphibien so wenig Differenzierung noch erfahren, daß sie bei einzelnen Arten, ja bei Exemplaren der gleichen Art auf verschieden lange Strecken mit der ihr anliegenden anderseitigen Scheidewand, beim Frosch z. B., verkleben kann.

Aber bei den Reptilien ist das anders. Finden sich auch alle nun für diese zu schildernden Verhältnisse schon bei den Amphibien angedeutet, so treten sie doch erst bei den hochorganisierten Gehirnen

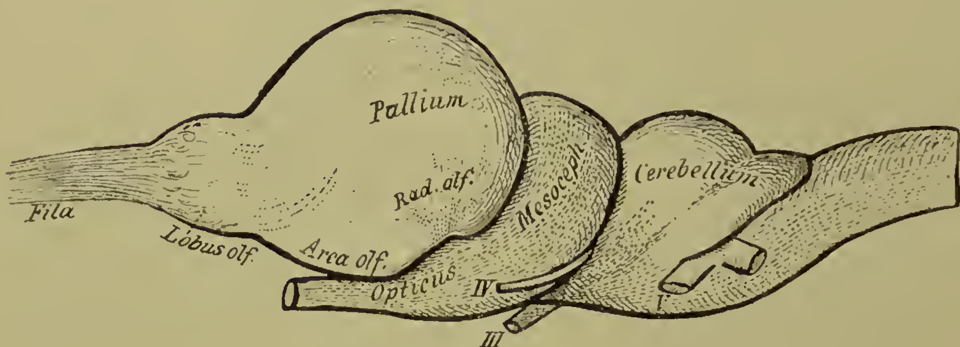


Fig. 274.
Gehirn der Riesenschildkröte, Chelone midas.

dieser Tiere deutlich in Erscheinung. Hier kann man nämlich sehr gut einige Unterabteilungen machen. Unterabteilungen, welche, wie die Betrachtung des Säugergehirnes ergeben hat, der Ausgangspunkt für wichtige Weiterentwicklungen sein werden.

Der Frontalabschnitt beider Vorderhirnblasen zeigt bei Amphibien und Reptilien in seiner ganzen Circumferenz gleichmäßigen Bau, er ist im wesentlichen Aufnahmstätte von Tractus olfactorii. Anders ist es im caudaleren Teile. Hier tritt das rindentragende Episphaerium auf und gleichzeitig verdünnt sich der ventral angrenzende Teil des Hyposphaeriums zum Septum. Dieses geht ventral natürlich ganz direkt in den Lobus parololfactorius über, von dem es nur einen medialen Abschnitt bildet.

Auch hier an der Medialseite scheidet eine Furche, die Fovea limbica medialis, Episphaerium von Hyposphaerium. Auf unserer (älteren) Abbildung, Fig. 275, ist sie als Fissura arcuata septi bezeichnet. Bis hinauf zu den Säugern trennt sie immer den mit gut ausgebildeter Rinde bekleideten Dorsalabschnitt von dem ventraler liegenden Riechlappen. Sie ist bei allen Säugerembryonen und auch noch bei er-

wachsenen Monotremen und Marsupialiern als Fissura fimbrio-dentata sichtbar, bis sie allmählich die mächtige gerade hier einsetzende Entwicklung der Balkenfaserung mehr und mehr verwischt.

Ich nehme an, daß diese kurze Darstellung mit ihren Abbildungen Sie nun im wesentlichen über die äußere Form des Endhirnes orientiert hat und will nun schildern, wie sich der feinere Bau gestaltet.

Die bisherige Literatur nennt den Hirnteil, den wir aus allgemein morphologischen Gründen als Episphärium bezeichnen mußten, durchweg Pallium, und dieser ältere Name soll hier von nun an wieder gebraucht werden, weil eine Einführung des neueren jetzt, wo das allgemein Morphologische erledigt ist, nur zu Mißverständnissen führen könnte.



Fig. 275.
Die Innenwand eines Reptiliengehirnes, Varanus griseus.

Das Pallium ist der Träger der Hirnrinde und der von ihr ausgehenden Faserzüge. Es enthält den ganzen Apparat, welcher die einzelnen Rindenteile unter sich verbindet. Als solches ist es der Träger der höheren psychischen Fähigkeiten.

Bei den Amphibien ist es noch nicht zu einer morphologisch völlig scharfen Rindenbildung gekommen und ebenso scheint es bei den Dipnoern zu sein. Immerhin begegnet man bei den ersteren schon deutlich allen Elementen, welche von den Reptilien ab die Schicht der Rinde zusammensetzen.

Ein Frontalschnitt durch eine Amphibienhemisphäre zerfällt in zwei übereinander geschichtete Teile. Im ventralen und lateralen enden im wesentlichen die Tractus olfactorii, er ist also Hyposphaerium, im dorsalen, der sich nicht scharf von dem ventralen abhebt, liegt außer der Zellschicht, welche Riechfasern aufnimmt, noch eine andere, die ganz dorsal und namentlich medial sich besonders ausdehnt. Diese hier noch zerstreut liegenden Zellen sind, wie ihre Weiterentwicklung an

gleicher Stelle bei den Reptilien beweist, echte Cortex des Episphaerium, Palliumrinde also. Fig, 276 ist dies sichtbar.

Wie das ganze Amphibiengehirn auf Querschnitten dem embryonalen Hirne der übrigen Vertebraten außerordentlich ähnlich ist, so wird auch am Vorderhirne ein feinerer Aufbau gefunden, welcher bis hinauf zu den Säugern in der Entwicklungszeit immer wiederkehrt.

Man kann nämlich auf einem Schnitte durch die Hirnwand zunächst gewöhnlich nur 2 Schichten unterscheiden, eine innere an Zellen sehr reiche und eine äußere zellarme Schicht. An einigen Stellen des Mantels, so nahe am Riechapparate, in der Regio parolfactoria vorn und dann im caudal-medialen Mantelgebiete zeigt die innere besondere

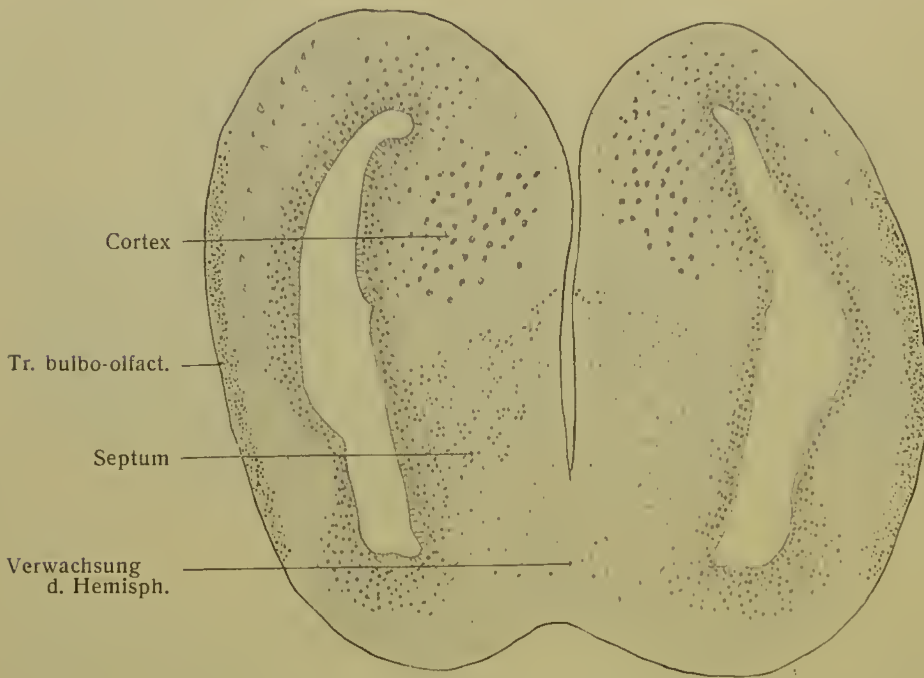


Fig. 276.
Frontalschnitt durch die Hemisphären des Frosches.

Vortreibungen, offenbar größere Entwicklung der Zellen, welche sie zusammensetzen. Gute Schnitte, zweckmäßige Färbungen lassen erkennen, daß die Innenschicht zunächst dem Ventrikel von Epithelzellen gebildet wird, die ihre langen Schwänze durch die ganze Manteldicke unter Verzweigungen bis an die äußere Oberfläche senden und so ein Gerüstwerk für den Hirnmantel darstellen. Siehe Fig. 277 links am Rande. Dieses Gerüstwerk aus Epithelendfäden ist übrigens in allen Hirnteilen weiter caudal auch vorhanden und wird auch bei den Reptilien noch dauernd gefunden. Bei den Vögeln und Säugern verschwindet ein guter Teil der Endfäden im nachembryonalen Leben. Dann folgen nach außen zahlreiche Zellen, die zu gutem Teile noch nicht als Ganglienzellen diagnosticierbar sind, vielmehr den Charakter von Neuroblasten zeitlebens behalten. Zwischen ihnen aber liegen echte Ganglienzellen mit reich verzweigten Dendriten und dünnen Axen-

cylindern. Die Mehrzahl der letzteren ist nach der Hirnoberfläche hin gerichtet, eine geringe Minderzahl aber legt sich — das ist der erste Anfang eines subcorticalen Marklagers — zwischen die Zellen und die Epithelien. Wohin sie bei den Amphibien geraten, wissen wir noch nicht. Wahrscheinlich zum größten Teile in die Commissuren des Mantels. Aus einzelnen Fasern, die aus diesem kleinen Marklager nach außen treten, und aus denjenigen, welche die Zellen selbst nach der Hirnoberfläche zu senden, bildet sich ganz außen, nahe dieser Oberfläche ein feines Flechtwerk, das tangentiale Netz. An dem Zustandekommen dieses Faserwerkes beteiligen sich übrigens zu nicht geringem Teile Axencylinder aus Zellen, die, zumeist quergestellt, in der Tangentialschicht selber liegen.

Man muß wohl diesen ganzen unregelmäßig disponierten Apparat als eine Art Hirnrinde ansehen. Denn bei den Reptilien findet man

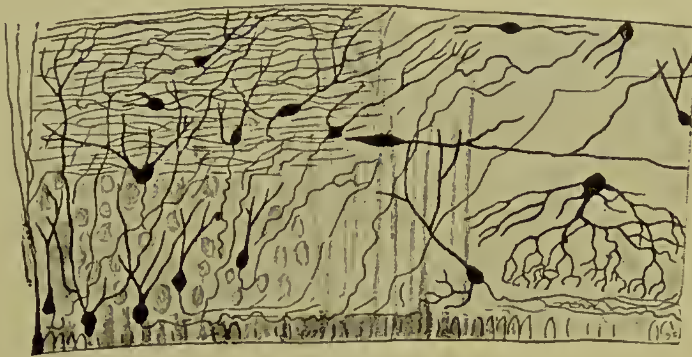


Fig. 277.

Schnitt durch das Pallium eines Frosches, wesentlich nach Pedro Ramon y Cajal. Nur ein Teil der Zellen sichtbar.

ganz die gleichen Elemente, aber in sehr viel größerer Zahl und Dichtigkeit, auch regelmäßiger zu förmlichen Platten geordnet, und bei diesen Tieren kann gar kein Zweifel mehr bestehen, daß man es mit einer echten Rinde zu tun hat, einer Rinde, von der, wie wir später sehen werden, sich ein ganz bestimmtes, bei den höheren Vertebraten längst bekanntes Rindengebiet ableiten läßt.

Es ist wohl eines der größten Verdienste von denen, welche sich S. Ramon y Cajal um die Hirnanatomie erworben hat, daß er den Typus nachwies, welcher im Aufbaue der Hirnrinde bei allen Tierklassen wiederkehrt, daß er also das feststellte, was eine Hirnrinde charakterisiert. Meine eigenen Untersuchungen an Amphibien und Reptilien bestätigen durchaus die wichtige Entdeckung des spanischen Gelehrten. Man kann, das ist das Wesentlichste, immer erkennen, daß in der Hirnrinde Fasern entspringen, daß ebensolche da enden, und daß außerordentlich viele Associationsmöglichkeiten zwischen beiden Faserarten gegeben sind.

Die corticalen Fasern stammen zunächst aus den sog. Rindenpyramiden, die bei den Reptilien in mehrfacher Schicht im Mantel gelagert ihre Axencylinder zum größeren Teile medialwärts entsenden, wo sie unter dem Ventrikelepithel eine dünne, nach der Art übrigens wechselnd dünne Schicht, das Marklager, bilden. Eine kleinere Anzahl der Pyramiden sendet ihre Neuriten peripherwärts in die Gegend dicht unter der Oberfläche, wo sie mehrmals aufzweigen, ehe sie frei enden. Die Rindenpyramiden haben aber auch mächtige, reich verzweigte Dendriten. Und diese lösen sich zu kleinerem Teile

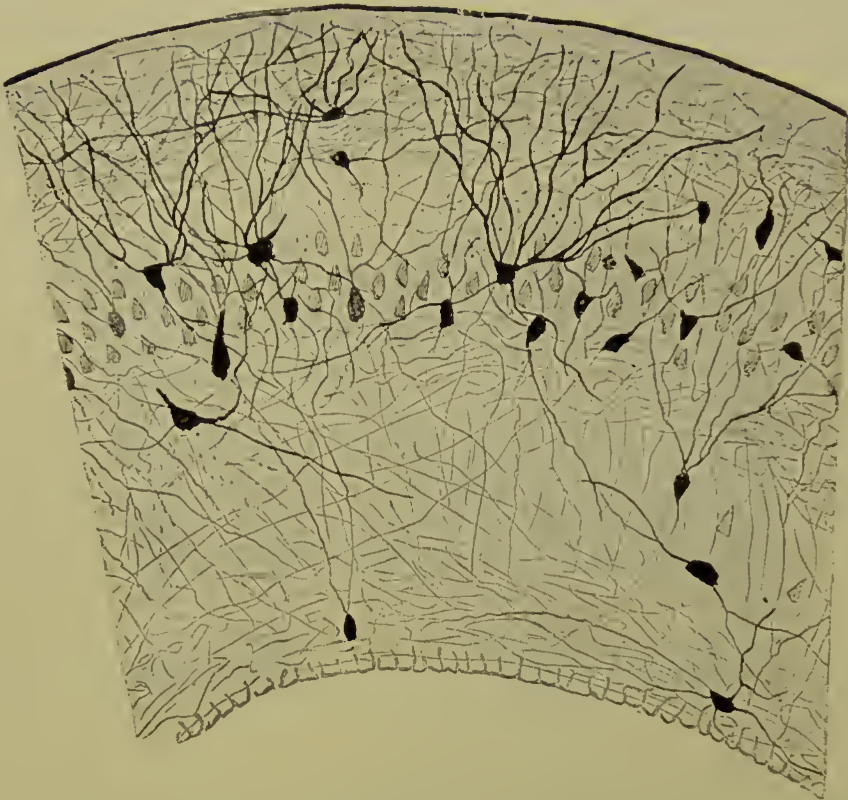


Fig. 278.

Schnitt durch ein Stückchen der Rinde nahe der Mantelkante von Lacerta agilis. Golgipräparat.

nahe ihrem Ursprunge, zu viel größerem als reiches Geäst in dem über der Zellschicht liegenden Stratum moleculare auf. In diese Schicht aber tauchen auch die Enden derjenigen Fasern ein, welche von anderen Stellen des Nervensystemes her in die Rinde eintreten. Diese Faserenden bilden mit den aus den Pyramiden aufsteigenden Axencylindern zusammen einen eigenen Plexus, der überall von den hier heraustretenden Dendriten der Pyramiden durchfurcht ist. Man sieht, daß durch diese Anordnung ein reicher Kontakt unter den bisher erwähnten Rindenelementen schon ermöglicht ist. Dazu kommt nun aber, daß in der allerperiphersten Zone der Molecularschicht sich ein noch viel dichterer Plexus findet, der zum Teil gebildet wird von den Elementen, die eben erwähnt worden sind, zum Teil aber auch von solchen, die

dort liegenden Zellen — Zellen der Tangentialfaserschicht — entstammen. Dieser Plexus der Tangentialfasern ist geeignet, sehr große Gebiete der Hirnoberfläche unter sich und mit entfernteren Rindengebieten zu verknüpfen. Aber es gibt schon von den Reptilien ab aufwärts noch weitere intracorticale Associationsapparate. Zunächst erkenne ich dicht unter der Schicht der Pyramidenzellen noch einen Plexus, der aus Collateralen der Pyramidenaxencylinder und aus Axencylindern von dort liegenden Zellen stammt, den Plexus subcorticalis. Er ist auch bei den Säugern vorhanden und wahrscheinlich auch bei den Vögeln. Von außen nach innen könnte man deshalb in der Hirnwand der Reptilien unterscheiden: Tangentialschicht, Molecularschicht, Pyramidenzellschicht, Schicht des Plexus subcorticalis, Marklager, Ventrikelepithel.

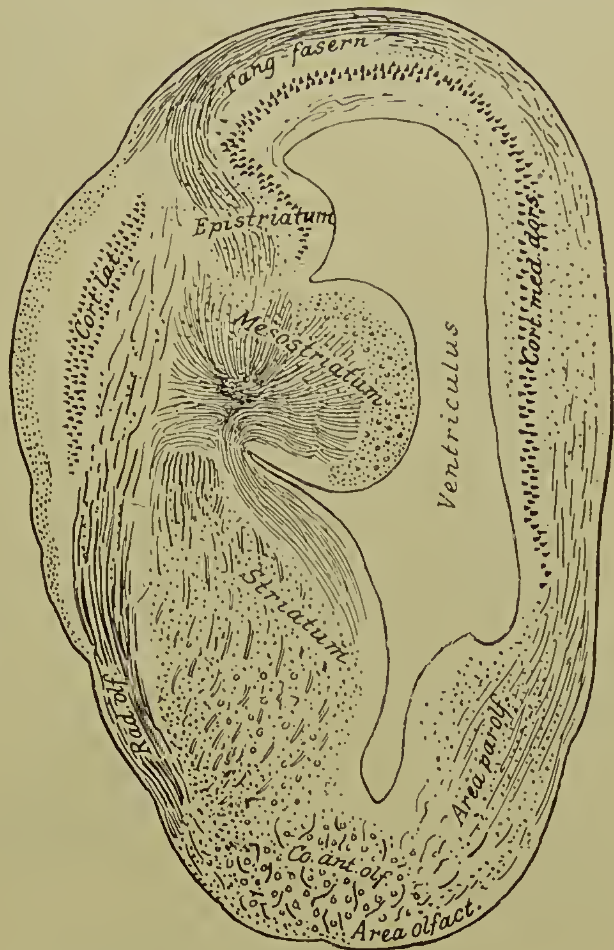


Fig. 279.

Frontalschnitt durch eine Hemisphäre der Riesenschildkröte, Chelone midas. Striatum fälschlich ventral statt dorsal, wo Mesostriatum steht, eingeschrieben. Beide Namen zu tauschen.

Dieser, nach der eben etwas cursorisch gegebenen Schilderung relativ einfache Apparat ist, wie ein Blick auf die S. 308 demonstrierte Abbildung, Fig. 278, zeigt, doch schon so beschaffen, daß er — schon bei so niederen Vertebraten, wie die Reptilien es sind — eine fast unendlich große Möglichkeit gibt zur Verbindung von einzelnen Zellen und Bahnen.

Die Rinde überzieht aber nun keineswegs in völlig gleichmäßiger Schicht den ganzen Hirnmantel. Man kann schon bei den Reptilien verschiedene „Rindenplatten" von einander trennen. Ich unterscheide da mindestens drei einzelne Platten, siehe Fig. 280, zu denen dann noch als vierte die Rinde am Polus frontalis pallii käme, die zum Teil dem Riechapparate zugehört, zum Teil aber deshalb von ihm zu sondern ist, weil sie ein eigenes, wahrscheinlich im Thalamus endendes Bündel entsendet oder aufnimmt. Von den Fig. 280 abgebildeten

Rindenteilen interessiert besonders der als dorsomediale Platte bezeichnete. Er überzieht die ganze mediale Seite des Gehirnes, geht über die Hirnkante hinweg auf die äußere Oberfläche über und nimmt jenes Bündel aus dem Lobus olfactorius und der Area olfactoria auf, von dem in der letzten Vorlesung die Rede war. Nach außen von ihm und immer durch einen feinen Spalt von ihm geschieden, liegt wieder ein interessantes Rindenstück. Dieses, die dorsale Platte, überzieht nämlich nicht nur den dorsalen Abschnitt der Außenwand,

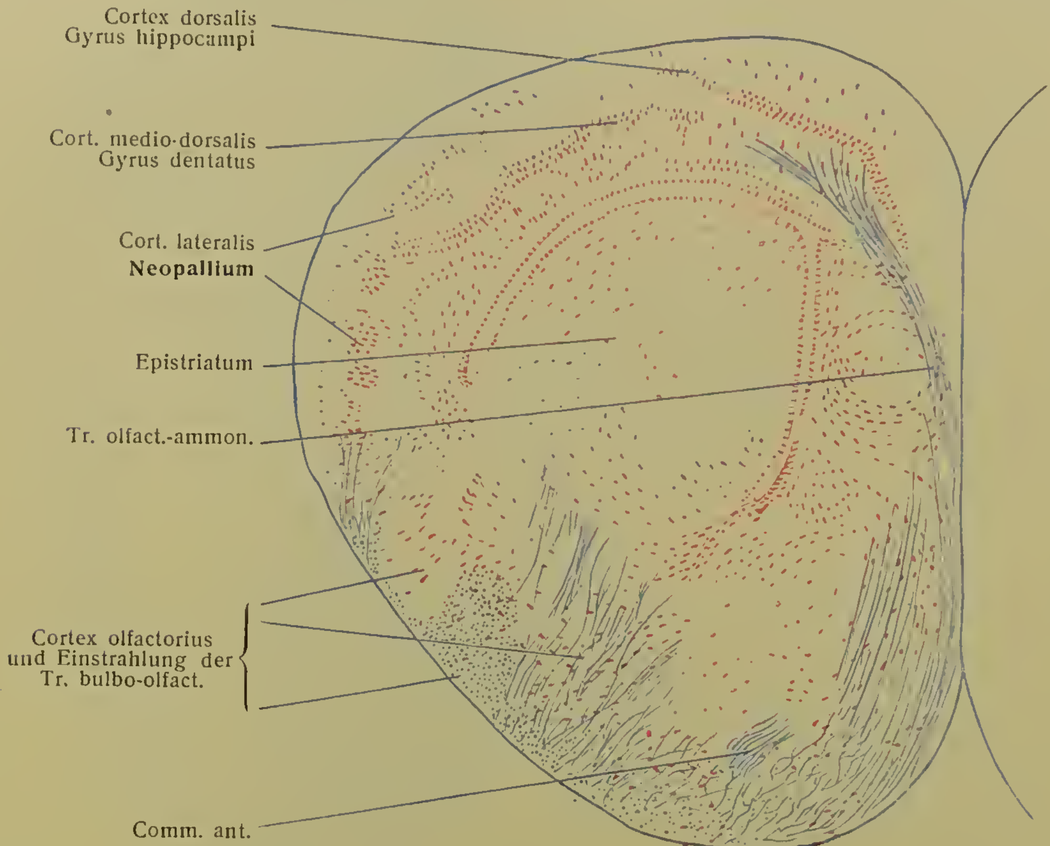


Fig. 280.

Frontalschnitt durch das Vorderhirn von Tropidonotus natrix.
Zur Demonstration der einzelnen Teile der Rinde.

sondern wendet sich an seinem ventralen Ende medialwärts, um dem Epistriatum einen Überzug zu geben. Der Zusammenhang ist bei den Schildkröten zeitlebens gewahrt. Auf Fig. 279 können Sie das gut sehen. Wollen Sie auf dieser Figur auch beachten, wie die bei so großen Tieren, wie es die Riesenschildkröten sind, immer markhaltige Tangentialfaserschicht sich mit der Rinde einwärts nach dem Epistriatum zu krümmt. Auch den Tractus bulbo-epistriaticus, Rad. olf. der Abbildung, der gerade hier gut zu sehen ist, wollen Sie beachten. Ventral von der dorsalen Platte liegt die laterale Platte, die dicht am Striatum klebend später zum Ausgang einer besonders mächtigen Entwicklung wird.

Es ist nun sehr interessant, daß die Rindenplatte, welche das mehrfach erwähnte Riechbündel aufnimmt, nicht nur bei den Reptilien,

sondern auch noch bei allen Säugern am Hemisphäreninnenrande liegen bleibt. Sie ist bei den meisten Reptilien glatt gestreckt, bei einigen aber erkennt man, daß sie durch Faltung eine Oberflächenvergrößerung erfährt. Diese Faltung geht bei den Säugern bis zu förmlicher Einrollung der ganzen Rinde, wenigstens bei den erwachsenen Tieren; bei den embryonalen verhält sich die mediale Rinde wie bei den Reptilien, wo sie zuerst charakteristisch in Erscheinung tritt. Siehe Fig. 283.

Dieses eingerollte Rindenstück, das immer ein Bündel aus dem Riechapparate aufnimmt, bezeichnet man seit langem als Cornu Ammonis.

Bei allen Säugern besteht die Ammonsformation aus einem medialen Rindenstücke, dem Gyrus dentatus, und einer nicht mit ihm



Fig. 281.

Schnitt durch den caudalen Abschnitt der linken Hemisphäre. *A* von der Wüsteneidechse, Varanus griseus, *B* von einem Mausembryo.

zusammenhängenden kontinuierlichen Rindenplatte, dem Gyrus hippocampi, welche lateraler liegt und durch die Ammonsfurche eingestülpt ist. Diese beiden Abschnitte lassen sich auch bei den Reptilien in der Rinde erkennen, wo man das Fig. 280 als Cortex medio-dorsalis bezeichnete Stück als Gyrus dentatus, das als dorsalis bezeichnete als Gyrus hippocampi auffassen darf.

Broca und später Zuckerkandl haben nachgewiesen, daß bei den Säugern, deren sie eine große Zahl unter einander vergleichen konnten, die Ausdehnung des Ammonshornes und der vor ihm, unter der Fissura limbica liegenden Rinde ganz genau abhängig ist von der Entwicklung des Riechapparates, so abhängig, daß bei den Wassersäugetieren mit verkümmerten Olfactoriis dieses Rindengebiet nur in Spuren noch nachweisbar ist, während es bei den dicht am Boden kriechenden Nagern usw. eine geradezu enorme Ausdehnung erfahren kann.

Durch diese Untersuchungen scheint der Nachweis erbracht, daß die erwähnte Rindenpartie das Rindencentrum für den Geruch, und, wie ich zufügen will, für den Oralsinn darstellt.

Wir haben einen direkten und rein anatomischen Beweis für diese Stellung des Ammonshornes. Bei den Amphibien, Reptilien und Säugern zieht ein sehr kräftiger Faserzug aus dem Lobus olfactorius und aus dem ihm caudal anliegenden Lobus parolfactorius, also aus den Stätten, wo die sekundäre Riechfaserung aus den Bulbis und der zentrale Trigeminus endet, direkt hinein in die Rinde der Ammonsformation. Ein Teil dieses Tractus olfacto-corticalis, Fig. 280, ist gekreuzt. Dieser tertiäre Riechfaserzug ist das älteste Faserbündel zur Hirnrinde, das wir kennen, mit ihm setzt die mächtige Einstrahlung in die Rinde ein, welche uns bei den Säugern begegnet.

In die Ammonswindung mündet nicht nur ein Fasersystem, sondern es entspringen auch daselbst Faserbündel und es treten Commissurenfasern in sie. Eine ganze Anzahl von Faserarten tritt also in Beziehung zu diesem Rindenfeld. Sie alle verteilen sich, ehe sie eintreten, längs dem ventralen Rande und bilden da eine mächtige Ansammlung von Nervenfasern, die Fimbria. Die Fimbria liegt immer an der gleichen Stelle bei allen Tieren, sie begleitet den ventralen Rindenrand und ist deshalb bei den Reptilien dorsal von der Fissura arcuata septi gelegen und erstreckt sich bis zum lateralen Ende der Ammonsformation. Im caudalen Hemisphärenabschnitt, wo die mediale Hirnwand in den Plexus chorioides übergeht, legt sich die Fimbriafaserung zwischen diesen und die Rinde. Fig. 283. In Fig. 275 gehören alle Fasern, welche dorsal von der Fovea limbica medialis sichtbar sind, der Fimbria an.

Wir wollen das dorsale und dorsomediale Mantelstück, welches diese älteste Palliumrinde trägt, von jetzt an mit Elliott Smitt als Archipallium bezeichnen. Es existiert vielleicht nur bei den Amphibien isoliert. Denn schon bei den Reptilien schiebt sich da, wo es lateral und etwas basal an die Cortex olfactoria des Hyposphaeriums grenzt, noch eine Rindenplatte, die Fig. 280 mit Cortex lateralis bezeichnete Platte, ein. Soweit bisher bekannt, ist sie bei allen Arten noch recht klein. Diese Platte birgt aber den Ausgangspunkt einer sehr viel mächtigeren Entwicklung. Bei den Säugern entwickelt sich nämlich durch ihre Vergrößerung die mächtige übrige Hirnrinde. Man kann — im ersten Bande ist es näher erörtert — deutlich verfolgen, wie die laterale Rindenplatte immer länger wird, wie sie das Archipallium medialwärts an die Innenwand des Gehirnes drängt und nun mehr und mehr zunehmend, alsbald in Windungen sich ausbreitend, das ungeheure Organ darstellt, das uns dort als Großhirn imponiert. Diesen erst spät auftretenden Rindenbelag, denselben auf dem die eigentliche Fortentwicklung des Großhirnes beruht, wollen wir Neopallium nennen.

In Fig. 282 lege ich Ihnen eine Reihe von Frontalschnitten durch die Gehirne von Reptilien, von niederen und höheren Säugern vor, welche die Gesamtentwicklung des Großhirnmantels schematisch darstellt. Sie mag eine Zusammenfassung des in diesem Abschnitt Vorgetragenen bieten. Hier erkennen Sie, wie die ursprüngliche das Ganze beherrschende Anlage des Archipallium — es ist rot gezeichnet — mehr und mehr hinter

der sich ausdehnenden Neopalliumformation zurücktritt und schließlich nur eine unbedeutende Stelle am Medianrande des Gehirnes einnimmt.

Bei den Vögeln hat die Rindenentwicklung ganz andere Bahnen eingeschlagen. Die Einrollung des Archipalliums fehlt ganz. Selbst die Homologa dieser Ammonsformation sind noch nicht hergestellt.

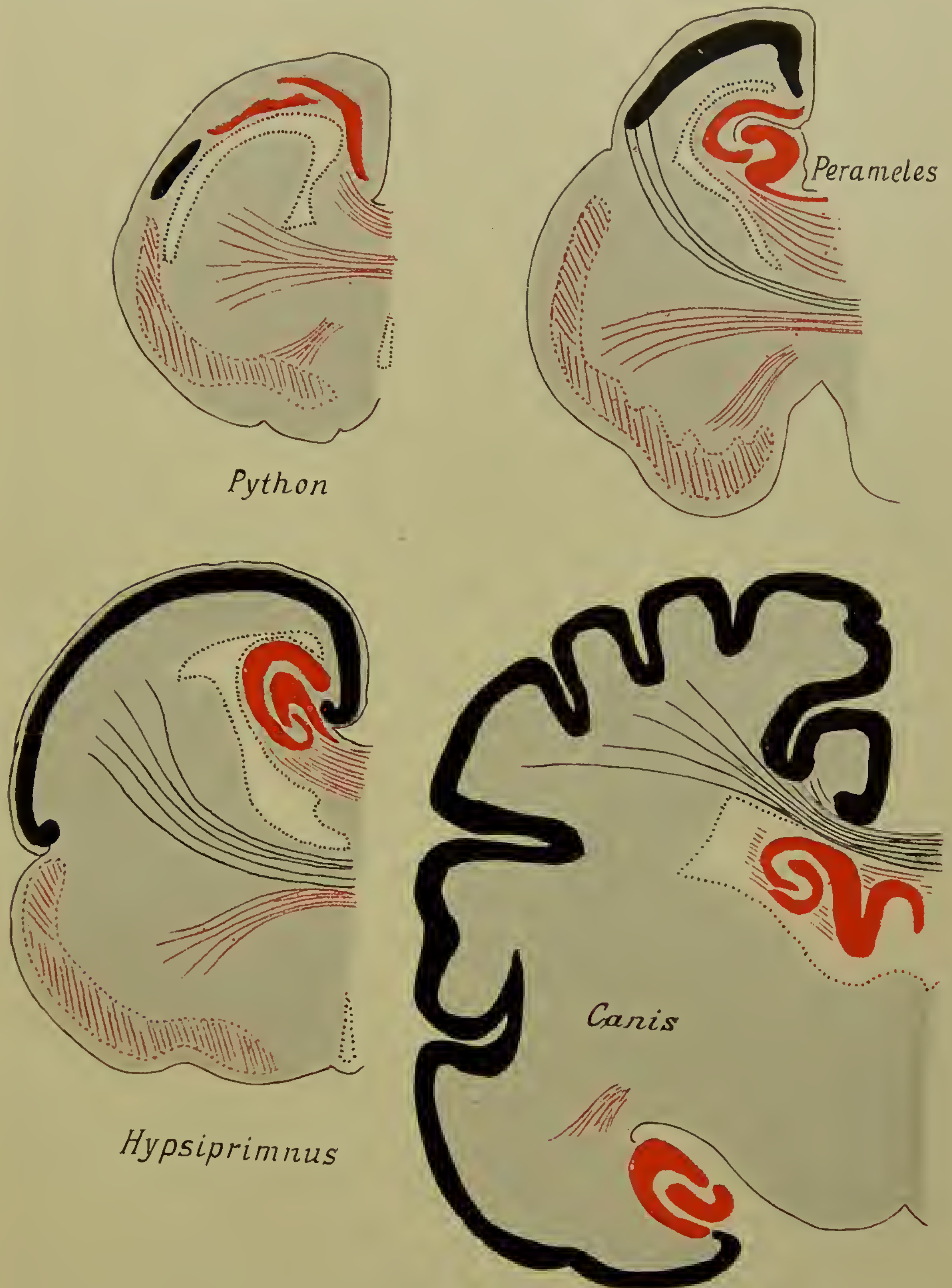


Fig. 282.

Schemata zur Demonstration der Entwicklung von Archipallium und Neopallium. Archipallium rot, Neopallium schwarz. Reptilientypen und Säugertypen.

Verbindungen des Vorderhirnes.

Die Hirnrinde ist der mächtige Eigenapparat des Vorderhirnes.

Ein Blick auf eine der Figuren, Fig. 277 oder 278, lehrt, wie außerordentlich mannichfache Wege der inneren Verknüpfung hier gegeben sind. Ihrer sind so viele, daß schon die primitivste Rindenform, die, welcher wir bei den Amphibien begegnen, sich nicht in all ihren Faserbeziehungen heute übersehen läßt, und bei den Reptilien oder gar bei den Vögeln werden die intracorticalen Faserfilze so enorm, daß man die Zahl der inneren Verbindungsmöglichkeiten schon als eine fast unendliche ansehen kann. Auch längere Bahnen, die einzelne Stellen der Rinde mit ferner liegenden verbinden, existieren schon bei den Reptilien und bei den Vögeln sind sie bereits zu mächtigen Zügen ausgewachsen.

Wir haben die Vogelrinde schon früher nach ihren Verbindungen besprochen. Hier sollen deshalb nur die Rindenverbindungen der anderen Vertebraten geschildert werden.

Zunächst existieren Querverbindungen zwischen beiden Hemisphären. Von ihnen ist gewöhnlich Herkunft und Ende nicht ganz sicher gestellt. Deshalb sei zunächst eine Einteilung dieser transversalen Faserzüge gegeben.

Wir wollen alle Fasern, welche ein Hyposphaerium mit dem der anderen Seite verbinden als Commissura anterior bezeichnen. Diese Commissur ist in der vorigen Vorlesung besprochen. Sie besteht im wesentlichen aus sekundären Riechverbindungen. Aber in ihrem Areal verlaufen oft auch Züge, welche den Episphaeriumcommissuren angehören.

Die Querverbindungen des Episphaeriums sind zweierlei Art. Sie liegen fast alle dorsal von der echten Commissura anterior. Aber einige liegen ihr so eng an, daß sie bisher zu dieser gerechnet worden sind.

Die Querverbindungen des Archipallium heißen Psalterium, die des Neopallium Corpus callosum. Da in der Literatur viel Wirrwar gerade hier herrscht, so soll scharf betont werden, daß wir eine Faser aus dem Neopallium, einerlei wo sie verläuft — und bei niederen Säugern ziehen Callosumfasern im Areal der Commissura anterior dahin — zum Corpus callosum oder Balken rechnen werden, und daß wir unter Psalterium nur Fasern verstehen, die zwischen den Ammonshörnern verlaufen. Bei allen Vertebraten, die Vögel ausgenommen, verlaufen einige Psalteriumfasern innerhalb der Commissura anterior.

Die Balkenfasern scheinen wirkliche Querverbindungen, die Psalteriumfasern aber sind vielfach nur zum Ammonshorn hinüber kreuzende Züge aus dem Riechapparat einerseits, dem Thalamus andrerseits. Außerdem liegen aber auch hier echte Querzüge.

Am ältesten ist die Verbindung der Archipallien.

Bei den Amphibien und bei den Reptilien sind die beiden Ammonsformationen durch ein echtes Psalterium unter sich verbunden. Caudal davon liegt bei den Reptilien eine zweite Querverbindung, manchmal durch eine kurze Strecke der hier häutigen Unterseite des Gehirnes von jenem getrennt. Sie ist in der Abbildung Fig. 175 provisorisch als Commissura pallii posterior bezeichnet, weil wir ihr wahres Ende noch nicht kennen. Schließlich soll nach Gianelli bei Seps noch eine dritte Querverbindung existieren, deren Enden nahe dem Ganglion habenulae verloren gehen. Die Vögel besitzen nur eine und immer sehr schwache Commissur. Da ihnen ein echtes Ammonshorn fehlt, spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, daß es sich nicht um ein Psalterium handelt, es läßt sich aber bisher nicht nachweisen, woher eigentlich diese Züge kommen.

Die Commissur der Neopallien, das Corpus callosum tritt erst bei den höheren Säugern sicher in Erscheinung. Sie verknüpft da die Mantelgebiete, welche nicht dem Riechapparat angehören und ist meistens, besonders deutlich beim Menschen, sehr viel mächtiger als die Commissuren des Riechmantels, weil wie wir in Fig. 282 sahen, in der Tierreihe allmählich das Neopalium sich sehr viel mehr entwickelt, als bei den Reptilien der Fall ist. Das Corpus callosum, der Balken, liegt immer dorsal von den Riechcommissuren und ist natürlich um so länger und dicker, je mehr das Pallium an Ausdehnung gewinnt. Am längsten ist es bei den Affen und dem Menschen, am kürzesten bei den Nagern und den Insektenfressern. Näheres Bd. I S. 341.

Die große Bedeutung der Hirnrinde für die associative Tätigkeit erhellt nicht nur aus den Beobachtungen, die man an rindenberaubten Tieren und rindenkranken Menschen gemacht hat, sondern auch ganz klar aus ihrem Baue. Denn, wie Sie schon gesehen haben, bietet die Rinde schon der Reptilien eine außerordentlich große Möglichkeit zu Verknüpfung von in sie gelangenden Eindrücken. Unzählige Contacte verbinden da die Zellen und die Bahnen der verschiedensten Provenienz. Bei den Vögeln, mehr aber noch bei den Säugern treten dazu noch eigene lange Bündel, welche von einer Stelle der Rinde zu einer entfernteren verlaufen. Man nennt diese Associationsbündel.

Wie gestalten sich nun die Verbindungen, die dieser mächtige Eigenapparat, der in sich so viele Verbindungsmöglichkeiten birgt, mit den caudaler liegenden so viel älteren und so viel gleichmäßigeren Apparaten eingeht?

Das Episphärium bekommt in dem Maße wie es in der Reihe zunimmt, Anschluß an immer weiter caudal gelegene Gebiete. Schon bei den Selachiern erhält die kleine Episphaeriumanlage aus dem Hypothalamus ein kräftiges Bündel. Es sind Züge, die dicht hinter dem Chiasma aus einer Kreuzung sich sammeln, am seitlichen Abschnitte des Proencephalon dorsalwärts ziehen und sich in der oberflächlichen und tieferen

Schicht der beiden als Episphaeriumanlagen gedeuteten Höcker verlieren, Fig. 264, ist ihr Verlauf auf einem Sagittalschnitt sichtbar, auch findet man diese Bündel auf den Figg. 211, 212, 215. Ich habe sie als Mantelbündel bezeichnet. Dieses Mantelbündel ist jedenfalls der älteste Zuzug zum Vorderhirn, der markhaltig ist. Es ist möglich, daß die erst jetzt möglich gewordene Darstellung markloser Faserzüge noch weitere Rindenverbindungen bei den Selachiern kennen lehrt.

Auch die Amphibien besitzen kein einziges markhaltiges Bündel aus oder zu dem Episphaerium aus caudalen Hirnabschnitten. Aber die Untersuchungen an Schnitten mit Silberimprägnation die P. Ramon y Cajal angestellt hat und die ich durchaus bestädigen kann, ergeben doch, daß in der Medianwand eine marklose Faseransammlung fächerförmig angeordnet liegt — der Stiel des Fächers an der Basis —, die durchaus ähnlich dem mächtigen Scheidewandbündel der Vögel ist. Dieses erreicht den Hirschenkel umschlingend, wie S. 288 dargelegt wurde, den Thalamus und mit weiter caudal gehenden Anteilen das Mittelhirn und bei einzelnen Arten gar die Oblongata und den Rückenmarkanfang. Auch bei den Reptilien ist es vorhanden, hier sogar zum Teile markhaltig. Aber bei Amphibien und Reptilien ist dieser noch sehr dünne Faserzug des Tractus septo-diencephalicus noch nicht weiter über das Vorderhirn hinaus verfolgt.

Aus der erst bei den Reptilien wirklich deutlich entwickelten Hirnrinde haben sich zwei wohl charakterisierte Bündel entwickelt. Zunächst ist der fronto-basale Abschnitt und ein Teil des dorsalen durch einen Faserzug ausgezeichnet, der rückwärts zieht und im Zwischenhirn verloren geht. Dieser Tractus fronto thalamicus ist noch sehr dünn. Dann existiert eine sehr regelmäßige Verbindung zwischen dem Archipallium, den tertiären Riechcentren also und dem Zwischenhirn. Es sind zwei Bündel, die gewöhnlich als Fornix zusammengefaß. werden. Es ist aber zweckmäßiger, sie nach ihren Endstätten etwas zu trennen. Aus dem caudalen Gebiete der Riechrinde hervortretend, ziehen sie zunächst eine kurze Strecke gemeinsam ventralwärts bis etwa zur Höhe der Commissura anterior und dann wenden sie sich caudal. Hier nun spaltet sich der bisher meist geeinte Stamm in einen Zug zum Ganglion habenulae, Tractus cortico-habenularis und in einen solchen zum Corpus mamillare an der Basis des Hypothalamus, den Tractus cortico-mamillaris. Namentlich der letztgenannte ist ein kräftiges, in seinem Verlaufe immer gut abscheidbares Bündel. Es verläuft in gestrecktem Zuge nahe der Medialebene im centralen Höhlengrau des Zwischenhirnes caudal und basal und senkt sich dann in das Corpus mamillare ein. Der ganze Verlauf ist Fig. 242 zu übersehen.

Falls die hier genannten Verbindungen des Reptiliengehirnes wirklich im wesentlichen vollständig aufgezählt wären, dürften wir annehmen, daß dem Rindenapparate des Archipallium aus dem Riechlappen und dem Orallappen Erregungen zuströmen, daß diese dort in der mannigfachsten

Weise um- und angeordnet werden können und daß schließlich das Ergebnis der Tätigkeit des corticalen Eigenapparates zunächst nur auf den Hypothalamus und das Ganglion habenulae, vielleicht — via Tractus septi — auch auf andere Thalamusgebiete übertragen werden kann. Im Thalamus selbst enden im wesentlichen receptorische Bahnen.

Bei den Vögeln haben sich, wie die vorige Vorlesung lehrte, aber aus der ganzen Oberfläche des Großhirnes Bahnen zu tiefer gelegenen Centren entwickelt und an vielen Punkten dieser Oberfläche enden von caudal her anlangende Bahnen. Hier können Erregungen, die im

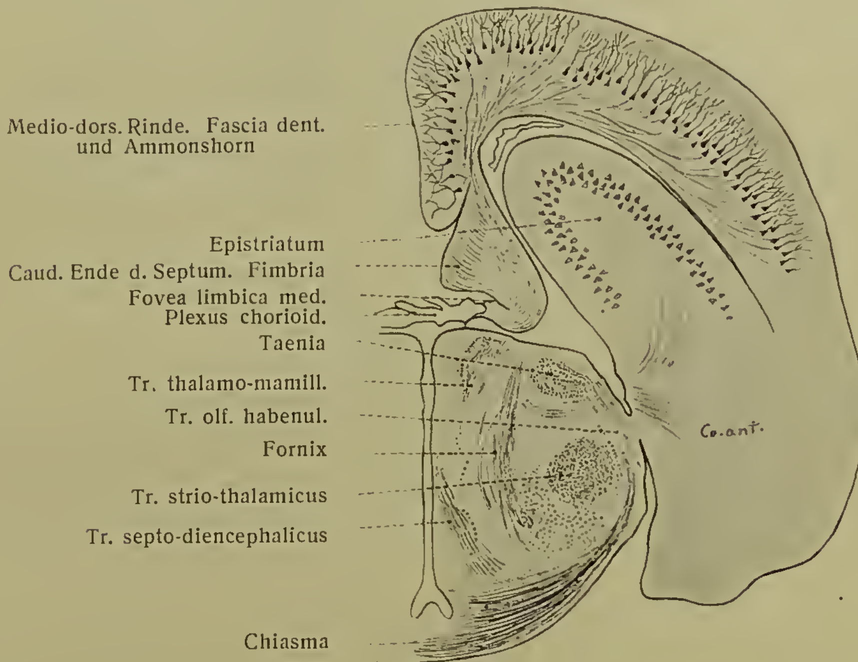


Fig. 283.

Frontalschnitt durch die caudale Großhirnpartie einer Riesenschlange, Python bivittatus. Dorsal der Mantel, ventral das Übergangsgebiet zum Thalamus. Ursprung des Fornix und der Mantelcommissuren am medialen Palliumrande.

Thalamus anlangen, direkt auf den Rindeneigenapparat übertragen werden, hier kann der letztere auch weithin caudal, bei einzelnen Arten via Fasciculus septi bis hinab zum Rückenmarkanfang wirken.

Man kann den ganzen Rindenapparat auffassen als ein ungeheures Associationscentrum, dem von außen auf relativ dünnen Bahnen solche Eindrücke zugeleitet werden können, die bereits in tiefer unten liegenden Centren — primäre Hirncentren — ihre erste Endstätte gefunden haben. Aus diesem Centrum gehen Bahnen hinab, wieder zu tieferen Hirngebieten, die geeignet sind, Bewegungen etc. in jenen auszulösen. Die Summe aller Bahnen bezeichnet man als Stabkranz der Rinde.

Was die Mächtigkeit, die Ausdehnung des rindenüberzogenen Mantels bedingt, das sind aber nicht jene meist dünnen Züge, sondern das ist

die Entwicklung der Associationsbahnen, welche die Möglichkeit geben, die ankommenden Sinneseindrücke in der allermannigfachsten Weise aufzunehmen, zurückzuhalten, zu verwerten und mit anderen früher aufgenommenen in Verbindung zu bringen, das Handeln einzurichten nach den erworbenen Erinnerungsbildern.

Wir wissen auch, daß bestimmte Leistungen von einzelnen Rindengebieten ausgeführt werden, daß die Rinde in eine Anzahl von Einzelterritorien zerfällt, die sich funktionell unterscheiden. Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre haben uns mit der Oberfläche des Säugermantels genauer bekannt gemacht. Ihre Ergebnisse lehrten, daß je nach der Tierart bestimmte Rindengebiete mehr, andere weniger ausgebildet sind. Noch ist unser Wissen von der physiologischen Bedeutung dieser Rindenterritorien in vielen Fällen recht gering, aber es ist eine Aufgabe der nächsten Zukunft, die Entwicklung dieser Rindenfelder zu studieren, eine Aufgabe, die erfreulicherweise auch schon für einzelne Säuger in Angriff genommen ist.

Da also nach dem heutigen Stande unseres Wissen die Rinde als der Sitz von seelischen Funktionen aufgefaßt werden darf, die unter Benutzung von Erinnerungsbildern ausgeführt werden, so hat der Nachweis eines Rindenzuges zu den Kernen eines bestimmten Sinnesapparates hohes Interesse in vergleichend psychologischer Beziehung.

Deshalb scheint es mir ein wichtiges Ergebnis unserer bisherigen Betrachtung, daß wir nachweisen konnten, wie die Rinde da, wo sie zuerst in der Tierreihe deutlich auftritt, im wesentlichen dem Oralisinne und dem Geruchsinne dient. Aus den secundären Endstätten des Frigeminus und des Olfactorius gelangen zuerst Bahnen in die Rinde.

Vielleicht schon bei den Reptilien, sicher bei den Vögeln gelangen auch Bahnen aus den sekundären Endstätten des Opticus zum Großhirne, es entwickelt sich ein Sehcentrum.

Die Hirnrinde geht allmählich noch mit einer Anzahl von Gebieten Verbindungen ein, die weitab vom Großhirne gelegen sind. Diese treten in voller Mannigfaltigkeit zwar erst bei den Säugern in Erscheinung, und wir haben sie da in Bd. I näher studiert. Aber schon bei den Reptilien findet man einen aus dem Stirnpole kommenden und wahrscheinlich im Thalamus endenden Stabkranzteil, einen Tractus cortico-thalamicus, und gerade diese Rindenthalamusverbindung wird bei den Vögeln, wie ich schon anläßlich der Beschreibung der Zwischenhirnkerne erwähnt, sehr stark. Auch andere Stabkranzbündel, aber nur sehr dünne, kommen noch bei Vögeln vor, ihre Aufzählung würde, da die Endstätten noch ungenügend bekannt sind, heute nur wenig Interesse für Sie haben.

Gibt es auch bei Reptilien noch keine Rindenverbindungen zu Teilen, die caudal vom Thalamus liegen, so kommt es doch schon bei

den Vögeln, besonders aber bei den Säugern mehr und mehr zu solchen Verknüpfungen. Immer größer, immer wichtiger für die Tätigkeit des Gesamttieres wird die Rinde; werden, wie wir uns auch schon ausdrücken dürfen, die Verrichtungen, welche unter dem Einflusse der Einübung und des Gedächtnisses vollzogen werden. Die Brücke wird zuerst erreicht, dann aber in nach Säugerarten wechselnder Ausdehnung auch das Rückenmark, Tractus cortico-spinales etc.

Alle Stabkranzteile der Nichtsäuger sind nur spärliche Gebilde im Vergleiche zu der Massenentwicklung, welche die Einstrahlung in die Rinde aus dem Thalamus und die Ausstrahlung derselben eben dahin und zu viel weiter caudal liegenden Nervengebieten bei den Säugern erfährt. Erst mit der Entwicklung des Neopalliums setzt eine mächtige Strahlung ein, die dann auch auf die Gestaltung und wahrscheinlich auch die physiologische Dignität des Thalamus stark einwirkt.

Erst bei den Säugern geraten, dafür spricht auch der physiologische Versuch, zahlreiche von den niederen Centren geleistete Verrichtungen unter den gelegentlichen Einfluß der Großhirnrinde. Nur den Anfang dieser Entwicklung haben wir bei den niederen Wirbeltieren demonstrieren können.

Zur vergleichenden Physiologie und Psychologie.

Die anatomische Betrachtung hat uns bisher gelehrt, daß im Palaeencephalon, dem Teil des Nervensystems, der alles umfaßt, was zwischen Rückenmark und Riechnerveneintritt liegt, reichliche Mechanismen vorhanden sind, die der Reception von Sinneseindrücken, der Zusammenordnung von Receptionen, der Ausführung von Bewegungen und der Ordnung dieser zu dienen vermögen. Im Rückenmarke mit seinen Wurzeln und seinem Eigenapparate, in der Oblongata mit den Kernen der Hirnnerven, im Mittelhirne, wo der Opticus endet und im Basalabschnitt des Vorderhirnes, in den sich die Riechfäden senken, überall sehen wir zunächst nur Anordnungen, die sehr zweckmäßig für diese Verrichtungen sind. Der Sprachgebrauch rechnet alle diese Funktionen zu den reflektorisch ausführbaren „physiologischen". Er bezeichnet gemeinhin nur solche Handlungen als dem Gebiete der Psychologie angehörig, in denen auf den Reiz nicht eine sofortige oder immer gleichartige Antwort gegeben wird oder solche, wo die Antwort zeigt, daß außer den Stellen des Reizes andere Hirnteile mit in Tätigkeit treten.

Wir wissen heute noch nicht, ob den primären und secundären Endstätten der Nerven in dem Palaeencephalon andere als rein reflektorische Fähigkeiten zukommen, da wir sie nur am verstümmelten Tiere bisher geprüft haben. Da aber die Beobachtung an Säugern und vor allem die Beobachtung des werdenden Menschen darauf hinweist, daß die höheren seelischen Funktionen an das Vorderhirn gebunden sind, so erhebt sich die Frage, ob es nicht vielleicht möglich ist, durch Vergleichung der Fähigkeiten von Tieren, die fast nur ein Palaeencephalon

besitzen, mit solchen, bei denen im Mantel das Neencephalon sich entwickelt und wieder von diesen mit Tieren, bei denen am Neencephalon besondere Ausbildung stattgefunden hat, also durch Verfolgung der Hirnentwicklung aufwärts in der Tierreihe Anhaltspunkte für die Entwicklung der eigentlichen psychischen Tätigkeit, die wir zweckmäßig vorläufig noch von der physiologischen aus didaktischen und Forschungsgründen trennen, zu gewinnen. Ob es nicht vielleicht möglich wäre einer vergleichenden Psychologie Unterlagen, ja auch Anregung für ihre Tätigkeit zu schaffen?

Sicher ist bei den Säugern all das, was man Associationen, Intellect etc. nennt, an die Ausbildung einer Hirnrinde gebunden und von deren Entwicklung abhängig. Was leistet nun das Palaeencephalon allein? Wir besitzen in den Fischen Tiere, die kaum mehr als ein Palaeencephalon besitzen und doch in ihrer Art vollkommene Wesen sind. An ihnen hätten neue Beobachtungen einzusetzen. Es ist direkt zu fragen: was vermag ein Reptil im Geruchsbereiche, in der Verwertung seiner Geruchsempfindungen mehr zu leisten als ein Fisch, nachdem einmal nachgewiesen ist, daß dem Geruchsapparate der Reptilien sich ein corticales Centrum zuaddiert hat. Ähnliche Untersuchungen sind zu verlangen für den Sehapparat. Denn es muß ein Unterschied bestehen zwischen dem Sehen eines Knochenfisches, dessen Optici in dem Mittelhirn ihr Ende finden, und demjenigen eines Vogels oder Säugers, welcher von der primären Endstätte eine Bahn zum Großhirn besitzt, die dort einen mächtigen Associationsapparat trifft.

Eine unter Mithilfe der Presse vorgenommene Enquete bei Fischzüchtern, Aquarienfreunden etc. hat bisher folgendes gelehrt. Die Fische sehen und reagieren auffallend häufig zweckentsprechend auf das Gesehene. Viele von ihnen erkennen mit dem Gesichtssinne die Nahrung und wissen sie, wenn nicht durch Hunger etc. besonders empfindlich, sehr gut von Nichtnahrung zu unterscheiden. Viele erkennen auch, daß sich ein Fütterer nähert und drängen nach ihm hin. Irgend eine andere psychische Äußerung als ein Losstürzen auf die Nahrung, resp. eine seltene Annäherung an den Fütternden habe ich aus den ca. 200 Briefen, die mir von allen Seiten freundlichst zugeschickt worden sind, nicht sicher ermitteln können. Nur eine Anzahl mit der Flucht zusammenhängender Tätigkeiten, die übrigens schon bei der aus dem Ei kommenden Brut vorhanden sind, bleibt noch. Durch Gewöhnung können die Fische das Flüchten verlernen, sie werden zahm, aber das Erlangte geht, wenn neue Störungen kommen, schnell wieder verloren.

Es hat sich bei der Enquete ergeben, daß optisch gewonnene Eindrücke eine Zeit lang zurückgehalten werden können. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Bis jetzt erhellt aus denselben, daß die niederen optischen Centren, bei den Knochenfischen

also das Mittelhirndach, fähig sind, Eindrücke aufzunehmen und bis zu gewissem Grade zweckmäßige Handlungen zu vermitteln, daß aber im wesentlichen die Fähigkeit zu weiteren Associationen fehlt.

Fische haben eine ganze Reihe Instinkte. Es sei an die Flucht, die Wanderungen, die Sexualhandlungen, die Spiele erinnert.

Das Palaeencephalon ist demnach der Sitz für alle Reflexmechanismen und für die vererbten Handlungen des Instinkts.

Das Palaeencephalon muß auch die Fähigkeit besitzen, aufgenommene Eindrücke eine Zeit lang zurück zu halten.

Bei den Amphibien treten rudimentäre Neencephalonanlagen auf, eine Art Rinde entwickelt sich. Die Lebensäußerungen zeigen aber sehr wenige oder keine Handlungen, die nicht direkt durch den augenblicklichen Reiz veranlaßt sind. Ja, bei scheinbar ganz komplizierten Vorrichtungen, wie bei dem Beutefangen und Fressen der Frösche läßt sich geradezu zeigen, wie der optische Reiz, den ja der kriechende Wurm erzeugt, zunächst nur eine Stellung des Kopfes in der Richtung nach dem Objekt auslöst, wie, wenn der Reiz anhält, die Wirbelsäule sich beugt, die Sprungstellung eintritt, und wie, wenn er sich durch Kriechen des Wurmes immer weiter steigert, schließlich der ganze Sprungakt, etwas was im Rückenmark fertig vorgebildet ist, ausgelöst wird. In jedem Stadium kann die Bewegung zum Stillstand kommen, wenn der Wurm zu kriechen aufhört. Man hat durchaus den Eindruck, daß es sich hier nur um ein Addieren von Reizen handelt. Niemals verfolgt der Frosch seine Beute, wenn sie sich nicht bewegt, also jene Reize nicht ausübt, und auch der hungrige erkennt den Wurm nicht, wenn er ihm über die Schnauze gehängt wird. Es reichen aber zur Auslösung des Zuschnappens minimale Bewegungen hin. Der Frosch fängt z. B. die ruhige Fliege in dem Moment, wo sie anfängt sich zu putzen. Bei den Kröten hat man allerdings manchmal den Eindruck, daß sie der Beute eine kurze Strecke folgen. Beide, Frosch und Kröte können durch unfreßbare bewegte Gegenstände auch zum Zuschnappen gebracht werden. Man kann den Frosch mit einer Heidelbeere angeln. Frösche hören wohl das lockende Quaken der Genossen, sie reagieren aber auf Geräusche, die der Mensch dicht neben Ihnen macht, nicht durch Bewegung oder gar Flucht, sodaß sie ganz taub scheinen. Ihr Vorderhirn ist wahrscheinlich noch gar nicht mit dem akustischen Apparate verbunden und von jenem ausgehende Reize erzeugen immer nur bei besonderer Qualität Handlungen, wahrscheinlich auf direktestem Reflexwege. Diese Tiere sind nicht imstande, irgend welche Associationen zu bilden oder neu Beobachtetes eine Zeit lang festzuhalten und zu einer Handlung dann zu verwerten. Sie können aber, wie die Fische eine gewisse Gewöhnung lernen. Noch tiefer stehen die Caudata, welche überhaupt nur embryonale Maschinen zu sein scheinen, in die nur für die Frühlingsmonate etwas Leben kommt. Was die bei den

Amphibien schon in Spuren vorhandene Rinde leistet, ist noch nicht ermittelt.

Das ändert sich durchaus, wenn wir an die Betrachtung der Reptilien herantreten. Hier ist ja nicht nur eine gut ausgebildete Hirnrinde vorhanden, sondern wir wissen auch, daß sie durch Faserbahnen mit den sekundären Centren des Riechsinnes und des Oralsinnes, mit dem Lobus olfactorius und Lobus parolfactorius verbunden ist.

Die meisten Schlangen und die Eidechsen erkennen ihre Beute nur, wenn sie sich bewegt. Die Ringelnatter kriecht über den ruhenden Frosch hinweg, schnappt aber sofort zu, wenn dieser zu fliehen sucht. Andere bezüngeln das Beutetier und werden durch dessen Bewegung allein erst zum Zupacken veranlaßt. Daß sie anders als auf einen dieser Reize zupacken, wird nicht beobachtet, namentlich nicht, daß sie irgendwelche Beobachtungen combiniren. Erst bei den Schildkröten beobachtet man auch hiervon Andeutungen. Aber bei all diesen Reptilien wirkt nicht mehr, wie bei den Amphibien, der Reiz allein und direkt. Wenn der Schlange die Beute entwischt, wird sie nicht ruhig wie der Frosch, sondern sie sucht züngelnd und riechend deren Spur eine Zeit lang zu verfolgen. Viele finden und erkennen das Loch, in dem die flüchtige Maus sich verborgen hat. Die Schlange sucht auch aktiv nach Beute, wählt richtig zwischen einem Tauben- und einem Schildkrötenei, und außerdem zeigen sich bei den Reptilien zuerst gewisse, sit venia verbo, Gemütserregungen. Es gibt bei der gleichen Art Schildkröten solche trägen und lebhaften Charakters; Schlangen und Eidechsen machen bestimmte, wie Zorn aussehende Gebärden, wenn sie gereizt werden und lernen dieselben durch Gewöhnung ablegen. Sie setzen sich auch Angriffen gegenüber deutlich zur Wehr, beantworten diese nicht etwa nur, wenn sie wirklich eintreten, beißen vielmehr schon vorher um sich.

Kein Zweifel, hier wo die Hirnrinde sich deutlich gestaltet, treten zum ersten Mal Associationen mehrerer Eindrücke auf, die ein bestimmtes Handeln veranlassen und die auch für kurze Zeit wenigstens vorhalten.

Noch reicher ist im Vogelhirn die Möglichkeit zu Associationen gegeben, und jedermann, der die Vögel beobachtet, weiß, daß sie bis zu einem gewissen Grade lernen, und Beobachtungen, die ihnen durch verschiedene Sinneseindrücke zufließen, zu bestimmten Handlungen verwerten. Am auffallendsten ist das bei der Sicherung; alle Vögel lernen ihre Feinde kennen und die uns umgebenden fliehen einen Menschen oft erst dann, wenn sie ihn als Jäger kennen gelernt haben. Wenn sich in einer Sperlingsfalle Sperlinge gefangen haben, geht jahrelang kein anderes Individuum mehr in die Falle. Die Gänse werden ihren Hütern persönlich anhänglich und fliehen andere Individuen, greifen sie auch gelegentlich an. Sehr bekannt sind die Associationen und Erinnerungen, welche bei den sprechenden Vögeln sich

an Gehöreindrücke knüpfen. Hier zeigt sich, daß wenn akustisch oder optisch bestimmte Verhältnisse auftreten, sie bestimmte Handlungen ausführen, wie etwa ein Papagei beim Anklopfen „herein“ ruft, oder bestimmte Menschen, die er erblickt, mit Schimpfworten traktiert. Bei den Vögeln ist die Hirnrinde nicht nur in sich durch zahllose Associationsbahnen geschlossen, sondern es führen zu ihr auch aus vielen Stellen Stabkranzbündel. Eins der wichtigsten für ihr Verhalten ist jedenfalls der Tractus zum Mittelhirn. Er ist bei der Taube so enorm entwickelt, daß er als eins der allerstärksten Bündel des ganzen Gehirnes anzusehen ist. Die Reptilien besitzen, wie es scheint an gleicher Stelle, schon einen dünneren Zug, doch ist das nicht absolut sicher. Eine Taube, der man dieses Bündel getrennt hat, erscheint annähernd wie gekreuzt blind, sie orientiert sich nur sehr schwer und immer nur mit dem Auge, das noch einen unverletzten centralen Sehapparat hat. Wir wissen nun, daß bis hinauf zu den Säugern und dem Menschen immer eine solche Bahn aus den primären optischen Centren zum Hinterhauptlappen existiert, und daß an die Intaktheit der occipitalen Rinde bei Säugern alle die Funktionen geknüpft sind, die wir als Sehen mit Verständnis, mit Wiederkennen etc. auffassen. Bei den Vögein also würde, zuerst in der Reihe, der primäre optische Apparat mit demjenigen der Rinde verbunden. Zweifellos wird dadurch eine größere Leistungsfähigkeit des ersteren ermöglicht.

Es wird nun für die Vögel leichter verständlich, wie sie zum Teile mit sehr ausgebildeten optischen Erinnerungsvermögen arbeiten. Den an der Erde haftenden niederen Vertebraten mag für des Lebens Notdurft zunächst noch die Verwertung von Geruchseindrücken genügen, für die Vögel ist aber eine solche kaum vorteilhaft. Umgekehrt müssen sie, hoch über ihrer Nahrung, ihren Wohnsitzen etc. schwebend, in der Lage sein, diese optisch zu erkennen und vor allem sie von etwa bewegten nahrungsähnlichen Körpern zu unterscheiden. Ich erinnere an das sichere Herabstoßen des Raubvogels auf die Beute, an die Wanderung, das Wiederfinden der Nester, die Leistungen der Brieftauben und an das Erkennen und Unterscheiden des Jägers von nicht feindlichen Individuen, das für die Vögel ganz sicher steht.

Es ist kein Zweifel, die anatomischen Befunde sprechen überall dafür, je ausgedehnter die Hirnrnde wird, um so mehr wird ihr Träger zu Associationen mehrerer Eindrücke befähigt. Diese Bedeutung der Hirnrinde ist durch eine große Anzahl vortrefflicher Arbeiten über das Säugergehirn im Laufe der letzten 25 Jahre erst erkannt worden. Die Tierexperimente und die bald sich an diese anreihenden Beobachtungen am Menschen, Beobachtungen, die fortgehen und täglich zu neuen interessanten Ergebnissen führen, haben ergeben, daß die Rinde aufgefaßt werden darf als derjenige Teil des Gehirnes,

welcher den höchsten geistigen Funktionen zur Unterlage dient. An die normale Existenz der Hirnrinde sind alle Fähigkeiten gebunden, welche erlernt werden können, alle welche unter Benutzung von Erinnerungsbildern ausgeführt werden, und an sie sind vor allem die geistigen Vorgänge geknüpft, welche man als Associationen bezeichnet.

Die Vorlesung soll, an solchen Punkten angekommen, auch die vergleichend anatomischen Darlegungen beschließen.

Wenn ich Ihnen die Entwicklung des Gehirnes in der Tierreihe bisher in Umrissen geschildert habe, so geschah es, weil ich zeigen wollte, wie das hochorganisierte Gehirn der Säuger geworden ist.

Noch stehen wir in vergleichend psychologischen Fragen ganz im Anfange unseres Wissens. Daß auch die anatomische Forschung hier Nutzen bringend mitarbeiten kann, ja daß es ihr vergönnt ist, gerade da, wo die echt psychologische Beobachtung noch nicht hinreicht, einen gewissen Einblick zu schaffen, das zeigen vielleicht die Vorlesungen in denen wir die Genese des Gehirnes verfolgt haben.

Die folgende

Literatur-Übersicht

ist nicht vollständig. Sie enthält aber die wesentlichsten Werke, die bisher über das Centralnervensystem der Wirbeltiere erschienen sind und ermöglicht jedenfalls dem Lernenden die übrigen Quellen zu finden. Die Arbeiten, auf welche sich speciell dies Buch gründet, die eigenen und die meiner Mitarbeiter, sind mit * bezeichnet.

1. Allgemeines, Lehr- und Handbücher.

H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Leipzig, 1907. Noch unvollendet. — Burckhardt, R., Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Schwalbes Morphologische Arbeiten. Bd. IV. 1894. — Cajal (S. Ramon y), Textura del Sistema nervioso del Hombre y de los Vertebrados. Madrid, 1904. — *Edinger und Wallenberg, Berichte über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Schmidts Jahrbücher und separat. Hirzel, Leipzig. Seit 1885. — Gaskell, The origin of the central Nervous System of Vertebrates. Journ. of Physiol. Vol. XXXII–XXXIX, 1889–1905. — Journal of Physiology. — Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig, 1898 und 1901. — Johnston, The nervous System of Vertebrates. P. Blakistons' Son & Co. Philadelphia, 1906. — Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Zweiter Band: Nervensystem des Menschen und der Tiere. Engelmann, Leipzig, 1896. — v. Kupffer, Die Morphogenie des Centralnervensystems, in dem Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von O. Hertwig. Jena, Fischer, 1907. — Leuret et Gratiolet, Anatomie Comparée du Système nerveux. Baillière et Fils, Paris, 1839–57. — Wiedersheim, Grundriß der vergl. Anatomie. Jena 1906. Enthält auch vortreffliche Literatursammlung.

2. Beschreibung einzelner Tiere.

Cyclostomen.

Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXIX, 1883. — *Edinger, Über das Gehirn von Myxine glutinosa. Anhang zu den Abhandlungen der Königl. Preuß. Akademie der

Wissenschaften, 1906 (enthält die Literatur bis 1906). — Holm, The finer Anatomy of the Nervous System of Myxine glutinosa. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIX, 1901. — Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg, 1873. — Friedrich Mayer, Das Centralnervensystem von Ammocoetes I. Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn. Anat. Anzeiger. Bd. XIII, 1897. — Nansen, F., The Structure and Combination of Histological Elements of the Central nervous System. Bergen, 1887. — Retzius, G., Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. II, V, VII. Rückenmark, Gehirn und Auge, Hypophysis von Myxine glutinosa. Stockholm 1891—1995. — *Schilling, Über das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a. M. Bd. XXX, 1907. — Scott, W. B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch, Bd. VII, 1881. — Sterzi, Anatomia comp. del cervello. Vol. I. Ciclostomi. Pavia, 1907.

Ganoïden.

Allis, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. XII, 1897. — Goronowitsch, Über das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIII, 1888. — Johnston, The Brain of Acipenser. Zoolog. Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XV, 1902. — *Kappers, Untersuchungen über das Gehirn der Ganoïden, Amia calva und Lepidosteus osseus. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. Bd. XXX, 1907. — Wilder, B. G., On the Brains of Amia, Lepidosteus, Acipenser and Polyodon. American Association for the Advancement of Sciences. Proceedings, XXIV, 1875.

Teleostier und Selachier.

Burckhardt, Das Centralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns. Teil I. Einleitung und Scymnus lichia. Nova Acta. Abhandlungen der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. der Naturforscher. Bd. XXXVII, Nr. 2, 1907. — Catois, Recherches sur l'Histologie et l'Anatomie microscopique de l'Encephale chez les Poissons. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXXVI, 1901. — Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878. — Gierse, A., Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinideus. Morphol. Jahrb. Bd. XXXII, 1904. — Girgensohn, L., Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. St. Petersburg. Memoiren der Akademie der Wissenschaften, 1846. — *Goldstein, K., Untersuchungen über das Vorderhirn und das Zwischenhirn einiger Knochenfische (nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben). Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. LXVI, 1905. — Haller, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirnes. I. Salmo und Scyllium. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXV, 1898. — Herrick, C. L., Contributions to the Morphology of the Brain of Bony Fishes. Journal of Comparative Neurology. Vol. 1, 2; 1891, 1892. — Kappers, The Structure of the Teleostean and Selachean Brain. Journal of Comparative Neurology. Vol. XVI, 1906. — Mayser, Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoïden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXVI, 1882. — Stieda, Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XVIII, 1868. — Wallenberg, A., Beiträge zur Kenntnis des Gehirnes der Teleostier und Selachier. Anat. Anz. Bd. XXI, 1907.

Dipnoï.

Bing und Burckhardt, Das Centralnervensystem von Ceratodus Forsteri. Semon, Forschungs-Reisen. Jena, Fischer, 1906, siehe auch Anat. Anz. Bd. XXV, 1904. — Burckhardt, R., Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Berlin, 1892. — Fulliquet, Recherches sur le Cerveau de Protopterus annectens. Dissertation. Genève, 1886. — Sewertzoff, Zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. Bd. XXI, 1902. — Wiedersheim, Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien. Heft 1. Jena, 1880.

Amphibien.

Burckhardt, R., Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichtyophis. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LII, 1891. — Ecker, Wiedersheim und Gaupp, Anatomie des Frosches. Abteil. II, 1899. — Gage (S. Phelps), The Brain of Diemyctylus viridescens from larval lo adult Life. The Wilder Quarter Century Book, Itaka, N.-Y. 1893. — Köppen, Zur Anatomie des Froschgehirns. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abteilung, 1888. — Osborn, A contribution to the internal Structure of the Amphibian Brain. Journal of Morphology. Vol. II, 1888. — Stieda, L., Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und der Reptilien. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV.

Reptilien.

Haller, Vom Bau des Wirbeltiergehirnes. II. Teil. Emys. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXVIIII, 1900. — Herrick C. L., Notes upon the Brain of the Alligator. Journal of the Cincinnati Society of Natural History, 1890. — Gage (Susanna, Phelps), Comparative Morphology of the Brain of the Soft-Shelled Turtle (Amyda mutica) and the English Sparrow (Passer domesticus). Proceedings of the American Microscopical Society. Vol. VII, 1895. — Köppen, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Wirbeltiere. Zur Anatomie des Eidechsengehirnes. Schwalbes Morphol. Arbeiten. Bd. I. — Rabl-Rückhard, Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXX, 1877. — Stieda, L., Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Leipzig, Engelmann, 1875. — Waldschmidt, J., Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Jenaische Zeitschrift, Bd. XX, 1886.

Vögel.

Boyce und Warrington, Observations on the Anatomy, Physiology and Degenerations of the nervous System of the Bird. Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B. Vol. 191, 1899. — Edinger und Wallenberg, Untersuchungen über das Gehirn der Tauben. Anat. Anz. Bd. XV, 1899. — Münzer und Wiener, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Centralnervensystems der Taube. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie. Bd. III—IV, 1898. — Singer und Münzer, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems. Denkschriften d. K. Akad. d. Wissenschaften zu Wien. Matth.-naturw. Klasse. Bd. LVII, 1890. — Stieda, L., Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XIX.

3. Die peripheren Nerven und ihre Entwicklung.

Allis, E. P., The Cranial Muscles and Cranial and First Spinal Nerves of Amia calva. Journ. of Morphol. Vol. XII, 1897, p. 740. — Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London, 1878, p. 172. — Beard, J., The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. Quart. Journ. Microsc. Sc. (2. Ser.) Vol. XXVI, 1886. — Beck, W., Über den Austritt des N. hypoglossus und N. cervicalis I. aus dem Centralorgane, unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anat. Hefte, I. Abt., Heft 18, 1895. Brauer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gymnophionen. IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminusganglien. Zool. Jahrbücher, Suppl. z. Bd. VII, 1904. — Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 25. Studie. Der Trochlearis. Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. XVIII, 1907. S. 143. — Froriep, A., Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen In der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882. — Froriep, A., Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1885. — Froriep, A., Über die Entwicklung des Trochlearis bei Torpedo. Verhandl. d. Anat. Ges., V. Vers. zu München, 1891. — Froriep, A., Zur Frage der sogen. Neuromerie. Verhandl. d. Anat. Ges., VI. Vers. zu Wien, 1892, S. 162. — Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift f. Gegenbauer. Bd. III, 1897. — Gaskell, W. H., On the structure, distribution and function of the nerves which innervate the visceral and vascular systems. Journ. of Physiol. Vol. VII, 1886. p. 1. — Goronowitsch, N., Untersuchungen über die Entwicklung der sogen. „Ganglienleisten“ im Kopfe der Vogelembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XX, 1893. — Hensen, V., Zur Entwicklung des Nervensystems. Virchows Archiv, Bd. XXX, 1864. — Herrick, C. Judson, The peripheral Nervous System of the Bony Fishes. U. S. Fish Commission Bull. for 1898. Washington, 1899. — His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig, 1868, S. 117. — His, W,, Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1887. — His, W., Morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1887. — Koltzoff, N. K., Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Moskau, 1902. — v. Kupffer, C., Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. d. Anat. Ges., V. Vers. zu München, 1891. — v. Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 2. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. München, 1894. — Langley, J. N., The autonomic Nervous System. Brain, Part 101, 1903, p. 1. — Locy, W. A., New Facts regarding the Development of the Olfactory Nerve. Anat. Anz. Bd. XVI, 1899, p. 273. — Locy, W. A., On a newly recognized Nerve connected with the fore-brain of Selachians. Anat. Anz. Bd. XXVI, 1905, p. 33. — Pinkus, F., Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens. Anat. Anz. Bd. IX, 1894.

S. 562. — Platt, Julia B., Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morphol. Vol. V. 1891. Platt, Julia B., Further Contribution to the Morphology of the Head. Anat. Anz. Bd. VI, 1891, p. 251. — Platt, Julia B., Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII, 1894, S. 911. — Retzius, G., Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biolog. Unters., N. F., Bd. IV, 1892. — Sewertzoff, A. N., Zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. Bd. XXI, 1902. p. 606. — van Wijhe, J. W., Über die Metodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhand. d. Koninkl. Akad. van Wetensch. Natuurk. Deel XXII. Amsterdam, 1883. E., S. 41. — Wright, R. Ramsay, Some preliminary notes on the Anatomy of Fishes. Proc. Canad. Inst. Toronto. 1885.

4. Das Rückenmark.

Athias, M., Structure histologique de la Moelle épinière du Têtard de la Grenouille. Bibliographie anatomique. No. 1, 1897. — Banchi, A., La minuta Struttura della midolla spinale dei Chelonii (Emys europaea). Archivio di Anatomia e di Embriologia. Vol. II, 1903. — Beard, J., The History of a Transient nervous Apparatus in certain Ichtyopsida. Zoologische Jahrbücher, Abteil. f. Morphol., Bd. IX, 1896. — Burckhardt, R., Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. Inaugural-Dissertation, Basel. (Auch Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII, 1889.) — *Edinger, L., Einiges vom Gehirn des Amphioxus. Anat. Anzeiger. Bd. XXVIII, 1906. — Fritsch, G., Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorius (L.). Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXVII, 1886. — *Friedländer, A., Untersuchungen über das Rückenmark und das Kleinhirn der Vögel. Neurologisches Centralblatt, 1898, Nr. 8 u. 9. — Haller, B., Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoricus mola. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII, 1891. — Haller, B., Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXIII, 1895. — Heymans, J. et Van der Stricht, O., Sur le Système Nerveux de l'Amphioxus. Bruxelles, 1898. — Johnston, J. B., The Giant ganglion cells of Catostomus and Coregonus. Journal of Comparative Neurology. Vol. X, 1900. — Kalberlah, F., Über das Rückenmark der Plagiostomen. Inaugural-Dissertation, Leipzig, 1900. — Martin, J., Contribution à l'Etude de la Structure interne de la Moelle épinière chez le Poulet et chez la Truite. La Cellule, T. XI, 1894. — Retzius, G., Biologische Untersuchungen. Neue Folge. 8. 1898. (Ophidier und Anguis.) Derselbe, ebenda Bd. II, Amphioxus. — Sala, Cl., Estructura de la medula espinal de los Batracios. Trabajos del Laboratorio de Histologia de la Facultad de Medicina de Barcelona, 1892. — Sargent, P. E., The Giant Ganglioncells in the Spinal Cord of Ctenolabrus coeruleus Stoier. Anat. Anzeiger. Bd. XV, 1898. — *Schaffer, K., Vergleichend anatomische Untersuchungen über Rückenmarkfaserung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVIII, 1891. — Schmidt, C., Beiträge zur Kenntnis des Rückenmarkes der Amphibien. Inaugural-Dissertation. Leipzig, 1885. — Sclavunos, G., Beiträge zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. Festschrift für Kölliker, 1892. — Stieda, L., Über den Bau des Rückenmarkes der Rochen und Haie. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXIII. — *Streeter, The spinal cord of the Ostrich. Am. Journ. of Anat. Bd. III, 1903. — Studnicka, F. K., Ein Beitrag zur vergleichenden Histologie und Histogenese des Rückenmarkes. Sitzungsberichte der Königl. Böhmischen Gesellschaft der Naturwissenschaften, Mathem.-Naturw. Klasse, 1895. — Studnicka, F. K., Über die pericelluläre und endocelluläre Blutcapillären der Riesenzellen von Lophius piscaxorius. Sitzungsberichte der Königl. Böhmischen Gesellsch. der Wissensch. Mathem.-naturw. Klasse, 1903. — Tagliani, G., Considerazioni morfologiche intorno alle cellule nervose colossali dell'Amphioxus lanceolatus e alle Cellule nervose giganti del midollo spinale di alcuni Teleostei. Monitore Zoologico Italiano. Anno VIII, 1897. — Von Gehuchten, A., La Moelle épinière de la Truite (Trutta fario). La Cellule, T. XI, 1895. — Von Gehuchten, A., Contribution à l'étude de la Moelle épinière chez les Vertébrés (Tropidonotus natrix). La Cellule. T. XII, 1896. — Von Gehuchten, A., La moelle épinière des larves des Batraciens (Salamandra maculosa). Archives de Biologie. T. XV, 1897.

5. Oblongata.

Borchert, M., Zur Kenntnis des Centralnervensystems von Torpedo. Neurobiol. Arbeiten von O. Vogt. Bd. I, 1903. — Brandis, F., Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 41, 42, 43, 44, 1893 — 1894 — 1895. — Deganello, U., Degenerazioni nel Nevrasse della Rana consecutive all'asportazione del Labirinto dell'Orecchio. Atti del reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, T. XLV, 1906. — Herrick, C. J., The Central gustatory Path. in the Brains of bony Fishes. Journal of Comparative Neurology. Vol. XV, 1905. — Herrick, C. J., On

the Centers for Taste and Touch in the Medulla Oblongata of Fishes. Journal of Comparative Neurology. Vol. XVI, 1906. — Herrick, C. J., A. Study of the vagal lobes and funicular Nuclei of the Brain of the Codfish. Journal of Comparative Neurology. Vol. XVII, 1907. — Herrick, C. J., The tactile centres in the spinal cord and brain of the sea robin Trionotus. Journ. of comp. Neurol. Vol. XVII, 1907. — *Holmes, On the Comparative Anatomy of the Nervus Acusticus. Transactions of the Royal Irish Academy. Vol. XXXII, 1903. — *Kappers, Phylogenetische Verlagerungen der motorischen Oblongatakerne. Ihre Ursache und Bedeutung. Neurologisches Centralblatt, 1907. — Kingsbury, F., The Structure and Morphology of the Oblongata in Fishes. Journal of Comparative Neurology. Vol. VII, 1897. — Strong, C., The Structure and Homologies of the Cranial Nerves of Amphibia as determined by their perifereal Distribution and internal Origin. Anat. Anzeiger, Bd. VII. 1892. — Strong, O, The Cranial Nerves of Amphibia. Journal of Morphology. Vol. X. 1895. — *Wallenberg, A., Die sekundäre Acusticusbahn der Taube. Anatom. Anz. Bd. XIV, 1898. — *Derselbe, Über centrale Endstätten des Nervus octavus der Taube. Anat. Anz. Bd. XVII, 1900. — Derselbe, Eine centrifugalleitende direkte Verbindung der frontalen Vorderhirnbasis mit der Oblongata (+ Rückenmark?) bei der Ente. Anat. Anz. Bd. XXII, 1902. — Derselbe, Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube. I. Der Fasciculus longitudinalis dorsalis, s. posterior. Anat. Anz. Bd. XXIV, 1903. — *Derselbe, Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube. II. Sekundäre sensible Bahnen im Hirnstamm der Taube. Anat. Anz. Bd. XXIV, 1904. — *Derselbe, Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube. III. Die cerebrale Trigeminuswurzel. Anat. Anz. Bd. XXV, 1904. — *Derselbe, Die kaudale Endigung der bulbospinalen Wurzeln des Trigeminus, Vestibularis und Vagus beim Frosche. Anat. Anz. Bd. XXX, 1907.

6. Kleinhirn.

Banchi, A., Sulle vie di conessione del Cerveletto. Archivio Italiano di Anatomia e di Embriologia. Vol. II, 1903. — Burckhardt, R., Beiträge zur Morphologie des Kleinhirns der Fische. Archiv f. Anat. und Physiologie, Anat. Abteilung, 1897. — *Edinger, Das Cerebellum von Scyllium canicula. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. LVIII, 1901. — Sauerbeck, Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau des Selachierhirnes. Anat. Anz. Bd. XII, 1896. — Schaper, H., The finer Structure of the Selachian Cerebellum (Mustelus Vulgaris) as shown by Chrom-silver Preparations. Journal of Comparative Neurology. Vol. VIII, 1898. — Derselbe, Zur Morphologie des Kleinhirns. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, 13. Versammlung. Tübingen, 1899. — Derselbe, Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anz. Bd. VIII und IX, 1894. — Wlassak, R., Das Kleinhirn des Frosches. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Physiol. Abteil. Supplement, 1887.

7. Mittelhirn und Opticus.

Auerbach, L., Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organisierten Gehirne. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIV, 1888. — Bellonci, G., Über den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXV, 1880. — Derselbe, Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XLVII, 1888. — Gross, J., Über die Sehnervenkreuzung bei den Reptilien. Zoolog. Jahrbücher, Abteil. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XVII, 1903. — Jelgersma, Der Ursprung des Wirbeltierauges. Gegenbauers Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXXV, 1906. — *Krause, Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. LI, 1898. — *Levi, L., Contributo anatomo-comparativo alla Conoscenza dei tratti tetto-bulbari. Rivista di Patologia nervosa e mentale. Anno XII, 1907. — *Perlia, Über ein neues Opticus centrum beim Huhne. Graefes Archiv, 1889. — Ramon y Cajal, S., Estructura del lobulo optico de las aves, y Origen de los nervios opticos. Revista trimestral de Histologia normaly patologica. Anno I. 1889. — Derselbe, Centros opticos de las aves, Revista trimestral micrografica. Vol. III, 1898. — Van Gehuchten, A., La Structure des lobes optiques chez l'Embryon du Poulet. La Cellule, Tome VIII, 1892. — Derselbe, De l'Origine du pathétique et de la racine supérieure du trijumeau. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. T. XXIX, 1895. — *Wallenberg, A., Das mediale Opticusbündel der Taube. Neurologisches Centralblatt, 1898, Nr. 12. — Wlassak, R., Die optischen Leitungsbahnen des Frosches. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Physiol. Abteil., 1893.

8. Zwischenhirn.

David, Die Lobi inferiores des Teleostier- und Ganoidengehirnes. Inaugural-Dissertation. Basel, 1892. — *Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. II. Das Zwischenhirn. Abhandlungen der Senckenbergischen

Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. Bd. XVIII, 1892. — *Derselbe, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Das Zwischenhirn der Reptilien. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. Bd. XX, 1899.

Epiphyse und Infundibularorgane.

Ahlborn, F., Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. LX, 1884. - Beraneck, E., Sur le nerf parietal et la Morphologie du troisième Oeil des Vertébrés. Anat. Anz. Bd. VII, 1892. — Boeke, J., Die Bedeutung des Infundibulums in der Entwicklung der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. XX, 1901. — Burckhardt, R., Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gehirns bei niederen Vertebraten. Anat. Anzeiger, Bd. IX, 1894. — Ehlers, E, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissenw. Zoologie. Bd. XXX, Supplement, 1878. — Eycleshymer, A. C. and Davis, B. M., The early Development of the Epiphysis and Paraphysis in Amia. Journal of Comparative Neurology. Vol. VII, 1897. — Francotte, P., Contribution à l'étude de l'Oeil Pariétal, de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Lacertiliens. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique. T. LV, 1896. — Gaupp, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphyse. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet, 1898. (Enthält die wichtigste Literatur bis 1898.) — Graaf, H. W. de, Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zoologischer Anzeiger. Jahrgang IX, 1886. (Enthält die Mitteilung der Entdeckung des Parietalauges.) — Haller, B., Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV, 1897. — Hill, The Epiphysis of Teleosts and Amia. Journal of Morphology. Vol. IX, 1894. — Kingsbury, The Cephalic Evaginations in Ganoids. Journal of Comparative Neurology. Vol. VII, 1897. — Leydig, F., Zahlreiche Arbeiten, die letzten in Abhandlung der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellsch. Frankfurt a. M. Bd. XVI u. XIX. Außerdem Biol. Centralbl. Bd. VIII u. X und Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. — Livini, Formazioni della volta del Proencefalo degli Uccelli. Archivio di Anatomia e di Embriologia. Vol. V, 1906. — Nowikoff, Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Centralbl. 1907. — Sterzi, G., Intorno alla Struttura dell' Ipofisi dei Vertebrati. Prosperini, Padova, 1904. — Spencer, W. Baldwin, The parietal Eye of Hatteria. Nature, Vol. XXXIV, 1886. — Staderini, N., I lobi laterali dell' ipofisi etc. Monit. zool. ital. 1901, 1903 und Archiv. ital. di Anat. 1903. — Sterzi, G., Morfologia e Sviluppo della Regione infundibolare e dell' Ipofisi nei Petromizonti. Archivio Italiano di Anatomia e di Embriologia. Vol. III, 1904. — Studnicka, F. K., Die Parietalorgane. In dem Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere von A. Oppel. Jena, Fischer, 1905. (Enthält die ganze Literatur bis 1905.)

9. Vorderhirn.

Bellonci, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattorii. Reale Accademia dei Lincei. Roma, 1882. — Derselbe, Intorno all' apparato olfattivo e olfattivo-ottico del cervello dei Teleostei. Reale Accademia dei Lincei. Roma, 1885. Vol. IV. — Derselbe, Sulle commissure cerebrali anteriori degli Anfibi e dei Rettili. Bologna, 1887. — Bochenek, Die Nervenbahnen des Vorderhirnes von Salamandra maculosa. Bulletin international de l'Academie des Sciences des Cravice Comptes rendus de 1899. Juillet. — Botazzi, Intorno alla Corteccia cerebrale e specialmente intorno alle fibre nervose intra-corticali dei Vertebrati. Ricerche fatte nel laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma etc. Vol. III, Fasc. 3, 1893. — Derselbe, Il cervello anteriore del Selacei. Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma. Vol. IV, Fasc. 3 e 4, 1895. — Bumm, Das Großhirn der Vögel. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXVIII, 1883. — Burckhardt, Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirnes bei den Fischen. Anat. Anz. Bd. IX, 1894. — *Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. I. Das Vorderhirn. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. XV, 1888. — *Derselbe, Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. XIX, 1896. — *Edinger (mit Wallenberg u. Holmes), Das Vorderhirn der Vögel. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. XX, 1903. — *Edinger, L., Die Deutung des Vorderhirns bei Petromyzon. Anat. Anz. Bd. XXVI, 1905. — Jelgersma, De Verbindingen von de groote hersenen by de Vogels met den Oculomotoriuskern. Psychiatrische en Neurologische Bladen. No. 1, 1897. — *Kappers und Theunissen, Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns der Vertebraten. Anat. Anz. Bd. XXX, 1907. — Dieselben, Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirncommissuren. Folia neurobiologica. Bd. I. 1908. — Levi, Giuseppe,

Sull' origine filogenetica della formazione ammonica. Archivio di Anatomia e di Embriologia. Vol. III, 1904. — Locy, On a newly recognized nerve connected with the Forebrain of Selachians. Anat. Anz. Bd. XXVI, 1905. — Löwenthal, N., Contribution à l'étude du Lobe olfactif des Reptiles. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. 1894. — Osborn, The origin of the Corpus callosum, a contribution upon the Cerebral Commissures of the Vertebrata. I. II. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII, 1887. — *Oyarzun, Über den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXV, 1890. — Pinkus, Die Hirnnerven des Protopterus annectens. Schwalbes Morphol. Arbeiten. Bd. 4, 1894. — Rabl-Rückhard, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv f. Anat.u. Physiologie. Anat. Abteil. 1882. — Derselbe, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1883. — Ramon, P., Investigaciones micrograficos en el encéfalo de los Batroceos y Reptiles. Zaragoza 1894. — Derselbe, L'Encephale des Amphibiens. Bibliographie anatomique. T. IV, 1896. — Rubaschkin, Zur Morphologie des Vorderhirnes der Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 62, 1903. — Smith, Elliot, On the Morphology of the Cerebral Commissures in the Vertebrata, with special reference to an aberrant Commissure found in the Reptiles. Transactions of the Linnean Society of London. II. Series Zoology. Vol. VIII, 1903. — Studnicka, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten. (I, II.) Sitzungsberichte der Böhmischen Gesellschaft d. Wissenschaften. Mathem. naturwissenschaftliche Klasse. 1895, 1896. — Derselbe, Noch einige Worte über meine Abhandlungen über die Anatomie des Vorderhirns. Anat. Anz. Bd. XIV, 1898. — Unger, Untersuchungen über die Morphologie und Faserung des Reptiliengehirnes. I. Das Vorderhirn von Gecko. Anat. Hefte v. Merkel und Bonnet. Bd. XXXI, 1906. — van Gehuchten, Contributions à l'étude du système nerveux des Teléostéens. La cellule. Tome X, 1894. — *Wallenberg, A., Eine Verbindung caudaler Hirnteile der Taube mit dem Striatum (tr. isthmo-striatus oder bulbo-striatus?) Neurologisches Centralblatt. 1898. — *Derselbe, Der Ursprung des tr. isthmo-striatus (oder bulbo-striatus) der Taube. Neurologisches Centralblatt. 1903. — *Derselbe, Die basalen Äste des Scheidewandbündels der Vögel (Rami basales tractus Septo-mesencephalici). Anat. Anzeiger, Bd. XXVIII, 1906.

REGISTER.

Tierliste.

Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig.

